

**Untersuchungen über das Flehmen bei Ungulaten
sowie die Beziehung zum Jacobsonschen Organ
(Organon vomero-nasale Jacobsoni)**

von
Hanspeter Mühling
aus
Nürnberg

1969

1970 № 149

**Untersuchungen über das Flehmen bei Ungulaten
sowie die Beziehung zum Jacobsonschen Organ
(Organon vomero-nasale Jacobsoni)**

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt

von

Hanspeter Mühling

aus

Nürnberg

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg



Tag der mündlichen Prüfung: 26. November 1969

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Tichy

Erstberichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Zweitberichterstatter: Privat-Dozent Dr. Scholl

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	1
Methode und Material	8
I. Beschreibender Teil	13
1. Kopfhaltung	18
2. Lippenmimik	25
3. Ohrenstellung	35
4. Schwanzhaltung	37
5. Augenspiel	37
6. Körperhaltung	38
7. Atmungstätigkeit	38
Handlungen nach dem Flehmen	39
"Flehmenähnliche" Mimik	40
Motivationsanalyse	41
II. Experimenteller Teil	61
A. Das Flehmen bei adulten Tieren	61
Der Einfluß der Brunst auf das Flehmen	71
Die Häufigkeit des Flehmens in den einzelnen Brunstphasen	80
Bestimmung der Flehmdauer	89
Das Flehmen auf verschiedene Riechstoffe	97
B. Das Flehmen bei Jungtieren	105
C. Bemerkungen zur Funktion des Flehmens	110
D. Die Beziehungen zwischen dem Flehmen und dem Jacobsonischen Organ (Organon vomero- nasale Jacobsoni)	115
Anatomische und ethologische Befunde	115
Ausschaltung des Jacobsonischen Organs	130
Zusammenfassung	142
Literaturverzeichnis	III

Einleitung

Als eine der ersten mimischen Verhaltensweisen, die bei Säugetieren, insbesondere bei den Ungulaten und einigen Raubtieren (Großkatzen) bekannt und beschrieben wurde, ging das Flehmen in die ethologische Literatur ein.

Schneider (1930 - 1934) hat in einer sehr ausführlichen und wegweisenden Arbeit die Säugetiergruppen erfaßt, in denen die "Rümpfgebärde" auftritt, und das Flehmen vergleichend-ethologisch bei fast allen Huftieren und Raubtieren untersucht.

Dabei konnte er bereits auf früher vorliegende Hinweise von Schmaltz (1921) und Müller u. Schwarznecker (1879) bei Haussäugetieren zurückgreifen. Bei den Pferde- und Rinderhaltern war diese Gebärde als "Lachen" der Tiere bereits bekannt und wird auch heute noch fälschlicherweise, wie ich aus Gesprächen mit Pferdeliebhabern entnehmen konnte, so aufgefaßt. Selbst in der neueren Jagdliteratur wird das Flehmen als "Lachen" der Tiere gedeutet, wie sich bei Knaus (1960) in seinem Buch über das Gamswild nachlesen läßt.

Eibl-Eibesfeldt (1967) bestreitet ein Lachen der Tiere und ordnet diese Ausdrucksbewegung nur dem Menschen zu. Schneider hat nun die Beobachtungen über die domestizierten Säuger hinaus auch auf die in zoologischen Gärten gehaltenen exotischen Wildtiere ausgedehnt.

In den letzten Jahren wurden nun durch die intensivere Erforschung und Durchlichtung des Sexual- und Sozialverhaltens gerade bei den Huftieren in Tiergärten wie auch in freier Wildbahn noch viele andere Ausdrucks-

bewegungen, mimische als auch gestische, differenziert und beschrieben.

Besonders die Ausdruckskraft der Equiden machte die Differenzierung verschiedener Mimiken, die für bestimmte Verhaltenssituationen charakteristisch sind, möglich. So wurden neben dem Flehmen, das Gähnen (Trumler 1959), das Rossigkeitsgesicht (Antonius 1937, 1939, Trumler 1958, 1959), das Begrüßungsgesicht (Antonius 1937, 1939, Schloeth 1956, Trumler 1959, Zeeb 1959), das Lustgesicht (Trumler 1960), das Drohgesicht (Antonius 1937, Trumler 1959) und die Unterlegenheitsgebärde (Zeeb 1959) erkannt und detailliert beschrieben. Der descriptive Vergleich führte dann weiter zum Versuch einer phylogenetischen Deutung dieser Ausdrucksbewegungen.

Bei den Paarhufern wurde das Flehmen aufgrund von Verhaltensbeobachtungen bei Antilopen und Giraffiden von Walther (1958, 1960, 1961, 1963, 1964, 1965, 1966) und Backhaus (1958, 1959, 1963), bei den Rindern von Schloeth (1956, 1958, 1961) erwähnt.

Den Ausdrucksformen der Tylopoden widmete sich besonders Filters (1954, 1956, 1959).

V. Richter (1965) erfaßte die Ausdruckselemente der Tapire in einem Ethogramm. Dabei stellte er nur eine sehr geringe Ausdrucksfähigkeit der Tapire fest.

Die Erforschung des Sozial- und noch viel mehr des Sexualverhaltens der Säugetiere, die lange Zeit "Stiefkinder der Verhaltensforschung" waren (Tembrock 1964), hat neben der wissenschaftlichen auch eine praktische Relevanz; gerade heute bei der intensiv ausgerichteten Zucht und Haltung von Herdentieren, sowohl in der landwirtschaftlichen Praxis als auch in den Bestrebungen der zoologischen Gärten, bedrohte Tierarten durch planmäßige Zucht zu erhalten, muß

dem Sozial- und Paarungsverhalten mehr Aufmerksamkeit als bisher geschenkt werden. Die Säugetiere, die lange "völlig im Hintergrund der ethologischen Forschung standen" (Beach 1957), müssen ihrer Bedeutung gemäß in das rechte Licht gerückt werden.

Von all diesen anderen Ausdruckserscheinungen, die Hediger (1954) als "optische Ausdrucksbewegungen" bezeichnet und die zum Verstehen der Situation eines Tieres beitragen, unterscheidet sich das Flehmen insofern als der auslösende Reiz in der Regel geruchlicher Natur ist.

Die Ausdrucksbewegungen erfahren zusätzlich durch das Gesamtbild des Individuums eine Bereicherung, denn es "verbinden sich Mimik, Gestaltsausdruck, akustische und olfaktorische Merkmale auf komplexe Weise zu Ausdruckshandlungen" (Schloeth 1958).

Unter Gestaltsausdruck wird dabei die Gesamtheit der Ausdrucksmöglichkeiten, wie die optisch wirksame Mimik der Ohren-, Lippen-, Augen- und Nasenstellung, sowie die Gestik in Stand und Bewegung verstanden.

Das bei den Einhufern, außer echten Pferden, leicht zu beobachtende Rossigkeitsgesicht, das Begrüßungsgesicht und die Drohmimik haben im Sexual- und Sozialverhalten Auslöser- und Kommunikationswert; sie fungieren als differenzierte Ausdrucksbewegungen wie Auslöser (Lorenz 1935) im Dienst der Koordination des intraspezifischen Verhaltens (Lorenz 1951).

Die Leistung einer Ausdrucksbewegung ist darin zu sehen, daß durch Stimmungsübertragung bzw. Reaktionsauslösung das Zusammenleben gesteuert wird. Diesen zu Auslösern differenzierten Ausdrucksbewegungen stellt Eibl-Eibesfeldt (1956, 1957) undifferenzierte gegenüber, die als "Epi-phenomene" einen Erregungszustand begleiten können, aber

(noch) keine Signalwirkung auf den Artgenossen ausüben.

Das Flehmen und das Gähnen wären nun solche Epiphänomene. Für das Gähnen steht dies außer Zweifel; das Flehmen jedoch ist mehr als eine undifferenzierte Ausdrucksbewegung, und es wäre voreilig, wenn man ihm generell jede Signalfunktion absprechen würde. Zumindest muß ihm, im sexuellen Bereich, eine auf Artgenossen adressierte Funktion zugestanden werden. Zeeb (1959) neigt ebenfalls zu dieser Ansicht, führt jedoch keine Begründung dafür an.

Bei den Suidae wurde bisher das Flehmen nicht festgestellt (Frädrich 1965). Das Fehlen ist wohl auf die andersartige Anatomie der Lippen und der Nasenweichteile, die eben eine typische Ausbildung dieser Gebärde nicht zuläßt, zurückzuführen.

Da die Ausbildung des Flehmens sehr bewegliche Lippen und Nasenteile zur Voraussetzung hat, wird das Flehmen hauptsächlich bei den Unpaar- und Paarhufern geäußert.

Unter den Perissodactyla ist es vor allem ausgeprägt bei den gesamten Equiden zu beobachten.

Obwohl Schneider (1930) die Beobachtung des Flehmens bei den Rhinocerotidae nicht gelang, liegen doch heute durch Lang (1961) und Backhaus (1964) solche Beobachtungen über das Flehmen bei dieser Unpaarhufergruppe vor. Gut erkennen läßt sich das Flehmen auch bei *Diceros bicornis* in einer Filmaufnahme aus freier Wildbahn von Schumacher (1966). Eine genaue Beschreibung des Flehmens bei den Tapiren, insbesondere vom Schambrackentapir, geben Schneider (1930) und v. Richter (1965). Beide Autoren stellten außerdem noch eine "flehmenähnliche" Gebärde fest, bei der gewisse Elemente des typischen Flehmens auftreten.

Bei den Artiodactyla tritt das Flehmen bei fast allen Gruppen auf. Als Ausnahmen, bei denen sowohl in Freiheit als auch in Gefangenschaft das Vorhandensein des Flehmens nicht nachgewiesen werden konnte, sind die Kuhantilopen (Backhaus 1958) und die Schweine zu erwähnen.

Überraschend ist das Auftreten des Flehmens bei zwei Tierarten, deren nächste und nähere Verwandte gesichert diese Gebärde nicht zeigen; Hofer (1957) beschreibt bei *Tupaia glis* nach Eintritt der Geschlechtsreife bei der olfaktorischen Kontrolle von Kot ein "Flähmen", welches allerdings nicht alle charakteristischen Elemente der Rümpfgebärde, wie Aufwölben der Oberlippe usw., zeigt. Dies ist der einzige Fall, wo bei einem Vertreter der Primaten (Simpson 1945) diese Gebärde, wenn auch unvollkommen, festgestellt werden konnte.

Ebenso ist interessant, daß Haas (1963) beim kleinen Panda (*Ailuropoda melanoleucus*) auf geruchliche Stoffe hin ein "Flehmg Gesicht" beobachten konnte. Dies ist bisher der einzige Fall, wo bei einem Vertreter der Bären das Flehmen bekannt wurde.

Leyhausen (1949) hält das Flehmen bei Bären für ausgeschlossen, was bei dem "Minimum an Ausdruck" (Hediger 1949) nicht verwunderlich ist.

Bei den verschiedenen Autoren herrscht über die Schreibweise dieser Verhaltensweise Uneinigkeit; Hofer schreibt "Flähmen", Scherf (1961) und Backhaus (1961) benutzen den Terminus "Flämen", Büchlmann (1950) wählt die Fassung "Flemen". Im Rahmen dieser Arbeit soll der von Schneider (1930 - 1934) verwendete ältere Terminus "Flehmen" Anwendung finden.

In dieser Arbeit, die mir von meinem hochverehrten wissenschaftlichen Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Neuhaus, anvertraut wurde, wofür ich mich, auch für die mir immer zuteil werdende Unterstützung, herzlichst bedanke, soll das Flehmen bei den Huftieren näher untersucht werden und die ihm zugrunde liegenden Ursachen eine weitere Aufhellung erfahren. Die Fragen, warum das Flehmen gezeigt wird und wie es zustande kommt, sollen daher im Vordergrund stehen.

Auch die Bedeutung, die dieser Verhaltensweise in der intraspezifischen Kommunikation zuzuordnen ist, findet Beachtung. Des weiteren bedürfen die als Auslöser funktionierenden Geruchsstoffe einer weiteren Überprüfung.

Der Klärung der fesselnden Vermutung, daß das Flehmen in einem funktionellen Zusammenhang zum Jacobson'schen Organ steht, soll in bescheidenem Maße dieser Arbeit dienen, wobei ich auch stets bemüht war, die Geschichte der Forschung in das Blickfeld zu rücken, um Namen von Forschern aufleben zu lassen, ohne die das heutige Wissen über die hier in Frage stehenden Probleme nicht möglich wäre.

Des weiteren bin ich meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. H.-J. Stammer, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg sehr zu Dank verpflichtet; ebenso seinem Nachfolger im Amt, Herrn Prof. Dr. R. Siewing.

An hervorragender Stelle fühle ich mich dem Tiergarten der Stadt Nürnberg verpflichtet, wo es mir dank der mannigfachen Unterstützung durch Herrn Direktor Dr. A. Seitz möglich war, den Hauptteil meiner Untersuchungen zu betreiben. Herrn Dr. A. Seitz sei an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt. Ebenso bin ich Herrn Dr. M. Kraus, ebenfalls Tiergarten Nürnberg, der mir seine freund-

schaftliche Hilfe in praktischen tiergärtnerischen Angelegenheiten, wie Umsetzungen und Absperrungen von Versuchstieren, nie versagt hat und mir manchen günstigen Hinweis gab, sehr zu Dank verpflichtet. Für die Durchführung der operativen Eingriffe zum Zwecke der Ausschaltung des Jacobsonschen Organs danke ich Herrn Tierarzt A. Gauckler.

Für manche mir weiterhelfende Anregung, für die Beschaffung von Literatur, wie auch für die ständige Bereitschaft zu klärenden Aussprachen, sage ich an dieser Stelle mit großer Freude Herrn Prof. Dr. G. Osche, Freiburg/Brsg., früher Erlangen, meinen herzlichsten Dank. Des weiteren bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. D. Matthes, Erlangen für Literaturhinweise.

Methode und Material

Die Befunde, die im Rahmen dieser Arbeit mitgeteilt werden, basieren teils auf Beobachtungen, teils auf systematisch vorgenommenen Versuchen mit Geruchsstoffen. Experimentell mit Geruchsstoffen wurde bevorzugt bei folgenden Tieren gearbeitet:

Shetland-Pony (*Equus caballus*)

1,0 geschlechtsreif

0,2 geschlechtsreif

0,2 nicht geschlechtsreif (ca. 2-jährig)

Dazu kommen noch 2 Fohlen (geboren 1967 und 1968). Die beiden Stuten wurden am 25. 2. 1965 zu der Herde gelassen.

Haflinger Pferd (*Equus caballus*)

0,1 geschlechtsreif

Sardinischer Zwergesel (*Equus asinus*)

1,0 geschlechtsreif

Der Hengst (Roland I) wurde im Frühjahr 1964 für 2 Monate und im März 1965 von den Stuten isoliert gehalten. Zu dieser Zeit war Kryptorchismus festzustellen; die Hoden waren atrophiert und weitgehend in die Bauchhöhle zurückverlagert. Ob eine permanente Beeinträchtigung der Fortpflanzungsfähigkeit eingetreten ist, konnte nicht mehr ermittelt werden. Dieser Zustand hob aber seine Geschlechtstlust sowie seine sexuelle Aktivität nicht auf. Eindeutig war das Tier während der Beobachtungszeit im Jahre 1964 noch voll fortpflanzungsfähig; im Juli und November 1965 wurden zwei Fohlen gesetzt, deren Vater er ist.

Jugoslawischer Steinesel (*Equus asinus*)

1,0 geschlechtsreif

Dieser Hengst (Roland II), der im Mai 1965 in Nürnberg ankam, wurde im Juli für 4 Wochen von den Stuten abgesperrt und kam in ein Gehege, das so weit vom Stammbauslauf entfernt war, daß er sowohl geruchlich als auch optisch keine der Stuten wahrnehmen konnte.

0,3 geschlechtsreif

Eine dieser Stuten wurde in Abwesenheit ihrer Artgenossen mit einer Reihe von Geruchsstoffen getestet.

0,1 nicht geschlechtsreif

Dieses Hengstfohlen wurde am 13. 7. 1965 geboren (Vater: Roland I) und vom Tage der Geburt an bis zum Ende des Jahres auf die Äußerung des Flehmens hin beobachtet. Ebenso noch zwei weitere Fohlen (geboren 1967 und 1968). Aufgrund von Versuchen soll bei diesen Tieren ein Geruchsstoff-"Spektrum" ermittelt werden.

Die Erfassung des ersten Auftretens der Flehmgebärde bei diesen Hengstfohlen und auch bei anderen Jungtieren war von Interesse.

Zwergzebu

1,1 geschlechtsreif

0,1 geschlechtsreif

Das Zebukalb wurde im Februar 1965 geboren.

Wegen der leichten Zugänglichkeit wurden Schafe (Skudden und Heidschnucken) in die experimentelle Untersuchung mit einbezogen. An einem voll geschlechtsreifen Schafbock wurde auf operativem Weg das Jacobsonsche Organ ausgeschaltet (funktionslos gemacht) und das Verhalten vor

und nach der Operation genauestens beobachtet. Insbesondere auf Ausfallsreaktionen nach der Operation wurde geachtet.

Einem jungen Tapir (geboren April 1964) wurden ebenfalls Geruchsstoffe vorgelegt.

Leider war es nicht ungefährlich, experimentell mit Damara- und Böhm-Zebras sowie mit Bisons zurecht zu kommen. Bei diesen genannten Arten sowie beim Schabrackentapir, bei Elenantilopen und Hirschen war die Methode der Erfassung fast nur die Beobachtung, obwohl es auch hier gelang, besonders bei Jungtieren, Geruchsstoffe gezielt auf die Äußerung des Flehmens hin zu testen.

Der Zeitraum dieser Untersuchungen erstreckte sich, mit Unterbrechungen, von August 1963 bis November 1967 im Tiergarten Nürnberg. Im Jahre 1968 wurden Beobachtungen und Versuche nur noch sporadisch vorgenommen. Dazu kommen noch Gelegenheitsbeobachtungen im Münchner Tierpark Hellabrunn (September 1964), sowie in einem Nürnberger Reitstall. An freilebendem Rehwild angestellte Beobachtungen wurden mit einbezogen.

Die Tiere waren in großen, weiträumigen Gehegen untergebracht, so daß nur eine geringe Beeinflussung von den räumlichen Verhältnissen in Rechnung zu setzen ist; die Tiere hatten immer die Möglichkeit auszuweichen und konnten je nach Stimmungslage einen Versuch positiv als auch negativ beeinflussen.

Als Beobachtungsplatz wurde mit Bedacht ein solcher gewählt, der den Beobachter so unauffällig wie nur möglich in die Nähe der Tiere gelangen ließ, ohne daß sich diese in ihren natürlichen Verhaltensabläufen beeinträchtigt oder gestört fühlten. Dabei erwies es sich als vorteilhaft, die jeweilige Windrichtung mit zu berücksichtigen. Diese Plätze

waren teils Stallräume, wenn sich die Tiere in der Freianlage befanden, teils gedecktes Gelände, so daß der Beobachter wenigstens aus dem unmittelbaren Gesichtsfeld der Tiere entrückt war.

Wie Schneider (1930) sehr treffend bemerkt hat, "verbieten es allerlei Rücksichten, wenigstens in einer Anzahl von Fällen das Tier experimentell bis an die Grenze seiner Ausdrucksfähigkeit zu führen". Diese Schwierigkeiten wurden hier zu überwinden versucht. Vielfach ist es nicht ganz leicht zu guten Beobachtungen zu kommen, da die Tiere durch das Publikum in ihren Verhaltensabläufen gestört werden. Allerdings werden die Tiere aufgrund der Großräumigkeit der Freianlagen die meiste Zeit über nicht oder nur sehr gering durch Besucher gestört.

In einigen Fällen wurde der Experimentator von Besuchern aufgrund von Unkenntnis oder hypertrophierter und falsch verstandener Tierliebe, die den Bearbeiter beim experimentellen Handeln gesehen, in böartigen, anonymen Schreiben über angebliche Tierquälereien bei der Tiergartenverwaltung beschuldigt.

Es wurden Ausscheidungen, die bei den Säugern biologische Bedeutung haben, wie Kot, Harn, Präorbitaldrüsen- und Nackendrüsensekrete, Schweiß, Genitalausflüsse bei männlichen und weiblichen Tieren geprüft.

Aber auch Stoffe, die der tierischen Geruchssphäre fremd und daher normalerweise nicht effektiv sind und keine Information sozialer als auch sexueller Art zu vermitteln scheinen, wie Äther, Chloroform, Petroleum, Zigarettenrauch usw., werden in die Untersuchung mit einbezogen. Eine Reihe von synthetisch hergestellten Riechstoffen, die die Geruchsqualität von Harn, Schweiß, Blut und Kot wiedergeben sollen, wurden dankenswerterweise von der

Firma Haarmann & Co., Holzminden, zur Verfügung gestellt. Diese Surrogate wurden als Teststoffe im Wechsel mit natürlichen geprüft.

Die Vorlage erfolgte mit Hilfe saugfähigen Papiers (Filtrierpapiers), wobei durch Verkleinerung der dargebotenen Fläche die Quantität und die Konzentration der Duftstoffe geändert werden konnte. Aber auch durch Verdünnung konnte ein Konzentrationsgefälle erreicht werden, das mit der Bestimmung der Dichte ausreichend geregelt werden konnte. Mit einem Sprühapparat konnte neben der Erzeugung einer Duftstoffatmosphäre auch die versprühte Menge volumenmäßig leicht bestimmt werden. Dabei muß ein starker Strahl vermieden werden, da die Tiere sonst erschrecken und flüchtigen; auch jede gewaltsame Annäherung muß verhindert werden, da die Tiere sonst nicht mit der natürlichen (gewünschten), der Situation gerechten Reaktion zeichnen.

Eine der meist angewandten Methoden, Geruchsstoffe zu prüfen, war, die Wechsel der Tiere in den weiträumigen Gehegen zu "markieren". Dies geschah durch eingelassene, flache Tonscheiben, auf die das mit Geruchsstoff imprägnierte Filterpapier gegeben wurde. Diese Tonscheiben haben den Vorteil, daß man sie leicht auswechseln und mit kochendem Wasser reinigen kann. Nach 3 bis 4 Tagen, je nach Versuch auch früher, wurden die Geruchsstoffe gewechselt. Die Tiere wurden in allen Phasen des Brunstzyklus beobachtet; auch wurden sie gerade in diesen Stadien mit den verschiedenen Duftstoffen konfrontiert.

Jede Reaktion, die auf diese Stoffe zurückzuführen war, fand protokollarischen Niederschlag. Ob diese Tiere auf einen Geruchsstoff ansprechen, läßt sich dann leicht erkennen, wenn man das Flehmen zum Indikator macht.

I. Beschreibender Teil

Beschreibung und Vergleich des Flehens

Unter den verschiedenen Kontakt- und Informationsmöglichkeiten, die sich im Sozial- und Sexualverhalten bei Säugetieren finden, spielt die olfaktorische Orientierung eine hervorstechende Rolle.

Die olfaktorische Kontrolle kann sowohl direkt am Individuum als auch indirekt an Harn- und Kotstellen erfolgen. Schloeth (1956) versteht unter Kontrolle allgemein "die olfaktorische Auseinandersetzung mit den Merkmalen des begegnenden Individuums".

Eine auf olfaktorischer Kontrolle beruhende Reaktion stellt bei den Ungulaten das Flehen dar, das bei direkter als auch indirekter Prüfung eines meist artgleichen Individuums geäußert werden kann. Bei den Einhufern erfolgt häufig eine taktil-olfaktorische Kontaktnahme, wobei die direkte Kontrolle somatischer Merkmale von primärer Bedeutung ist. Bei anderen Säugern spielen wiederum indirekte Merkmale wie Kot- und Harnstellen bei der indirekten Kontrolle die Hauptrolle (Hediger 1942). Die indirekten Merkmale als "Manifestation der Präsenz" (Schenkel 1966) bilden als olfaktorisch wirkende Markierung eine "Benachrichtigung" unter den Artgenossen.

Bei der direkten somatischen intraindividuellen Kontaktnahme bilden Kopf- und Analpol als Träger der wichtigsten Kontrollpunkte (Portmann 1938) im Sozial- und Sexualverhalten die Ansatzstellen für das wesentlichste Ausdrucksverhalten. Der Analpol mit seiner olfaktorischen und

optischen Ausdruckskraft wird in den sexuellen Funktionskreis eingeordnet (Popp 1954), wobei Schenkel (1947) sogar die optische Wirkung der Analregion höher einschätzt als die olfaktorische. Der Analpol wirkt dabei auf die Nah- und Fernsinnesorgane der Artgenossen.

Der Analpol erhält, nicht nur durch die Lage der Genitalien, sondern auch durch die Möglichkeit vegetative Ausdruckserscheinungen hervorzubringen, im Sexualgeschehen der Säuger eine Aufwertung gegenüber dem Kopfpol, der Träger der mimischen Ausdrucksbewegungen ist.

Die naso-anale und naso-genitale Kontrolle, also die direkte Kontaktnahme, bildet fast immer den Anlaß zur Ausbildung der Flehmgebärde; naso-nasales Beriechen dagegen bewirkt nie das Flehmen.

Die Rolle des Analpols für das Verhalten der Säuger beleuchten Hediger (1949), Schenkel (1947, 1966), Fiedler (1955, 1957) in ihren Arbeiten über das Markierungsverhalten, sowie Bopp (1954) in einer Arbeit über die Schwanzfunktionen.

Der Analpol ist bei der Ausdrucksschaffung durch das Hervorbringen innerkörperlicher Erscheinungen beteiligt, die zur olfaktorischen Markierung dienen. Diese Signale, wie z. B. Absetzen von Harn, Kot und Sekreten, liegen meist noch in einer ritualisierten Form vor.

Besteht zwischen zwei Individuen eine Beziehung - dies ist immer im sexuellen Bereich zu erwarten -, so wird diese Beziehung durch Geruchsmerkmale aktiviert.

Das Flehmen stellt nun eine Reaktion dar, die durch eine Korrelation des Kopfpols des kontrollierenden und dem Analpol des kontrollierten Individuums zustande kommt;

in den häufigsten Fällen besteht dabei die Beziehung zwischen dem Kopfpol des männlichen und dem Analpol des weiblichen Tieres.

Die naso-anale Kontrolle, d. h. das Beriechen der Analregion, kann bei den verschiedenen Säugern differente Bedeutung haben; so stellt das Beriechen der Analregion bei den Caniden eine soziale, kontaktschaffende Verhaltensweise dar, während bei den Ungulaten solches Verhalten eindeutig sexuellen Charakter hat.

Ausgelöst wird das Flehmen im wesentlichen von flüssigen und festen stoffwechselphysiologisch bedingten Ausscheidungsprodukten, die mit der Defäkation und Miktion auftreten und in bestimmten Situationen informativ über den Zustand des kontrollierten Individuums wirken können.

Vor Ausbildung der Mimik verlangsamen die Tiere ihre Gangart und halten schließlich in ihren Bewegungen inne. Nie wurde während des Laufens oder einer sonstigen Lokomotionsart die Gebärde beobachtet. Eine Ausnahme bilden die Cameliden und die Tapire, die im Liegen flehmen können, während sonst nur im Stehen geflehmt wird. Vor der Demonstration des Flehmens erfolgt häufig ein Verteilen des Geruchsstoffes durch die benetzte Zunge in der Mundhöhle und über die äußeren Nasenteile.

Besonders ausgeprägt konnte ich diesen Vorgang der Geruchsstoffverteilung bei Bisons (*Bison americanus*), Schafen und Hirschziegenantilopen (*Antilope cervicapra*) finden, wo er in einer langsamen und ausgiebigen Form vorgenommen wird. Das regelmäßige Verteilen zeigt sich besonders dann, wenn die Tiere vorher an Harnstellen geleckt oder ihre Nasen und Zungen in den fließenden Harn ihrer weiblichen Artgenossen gehalten hatte. v. Richter (1965) gibt beim Schabrackentapier an, daß die mit Harn befeuchtete Zunge

"genießerisch" in die Mundhöhle und um den Rüssel geführt wird. Dieser Vorgang der Verteilung des Geruchsstoffes über orale und nasale Epithelien findet sich in ähnlicher Weise bei den meisten Huftieren.

Bei den Equiden wird seltener an Harnstellen geleckert oder die Nase in den fließenden Harn gehalten; auch tritt das Verteilen des Harns mit der Zunge nicht mit der Regelmäßigkeit auf, obwohl es auch hier nach naso-genitalem Beriechen zu sehen ist.

Beim Dibatag (*Ammodorcas clakei*) weisen Walther (1960) und Schomber (1964) ein regelrechtes "Flehmerzemoniell" nach, bei dem sich Weibchen und Männchen alternierend Harn über die Nase laufen lassen und anschließend flehmen.

Überhaupt ist solches Verhalten bei den Antilopen weit verbreitet; allerdings lassen sich sonst nur die Böcke den Harn über die Nase laufen (Buechner u. Schloeth 1965, Backhaus 1959).

Haas (1959) fand bei Mähnschafen (*Ammotragus lervia*), daß die Böcke ihre Nasen in den Harnstrom strecken, die Nase ausgiebig belecken und dann anschließend flehmen. Backhaus (1961) und Dagg (1958) beobachteten, daß der Giraffenbulle die Kuh durch spezifische Verhaltensweisen zum Harnen veranlaßt und sich dann mit der Nase in den Harnstrahl begibt. Walther (1963, 1965) stellt dieses Harnfordern in den Kreis der Verhaltensweisen, die er als "Kleine Sexualität" zusammenfaßt. Das demonstrierte "Flehmritual" gliedert sich in drei Teile: Harnfordern, Harnschmecken und Flehmen (Backhaus 1961).

Damit werden die vor dem Flehmen auftretenden Verhaltensweisen mit dem Flehmen zu einem zeremoniellen Komplex zusammengefaßt.

Häufig findet man, daß der Harn sogar in das Maul aufgenommen wird, wobei besonders bei Rindern und Cerviden die Unterlippe "fänglich" gestellt werden kann.

Diese Aufnahme des Harns in das Maul - der Giraffenbulle zeigt es häufig (Dagg 1958) - hat mit dem Harnschlucken (Backhaus 1963, Schomber 1963) des Generuk-Weibchens nichts zu tun.

Bei Bisonten gelang es mir eine Flehmsituation festzuhalten, die ebenfalls "zeremoniellen" Charakter zeigt. Eine alte Kuh, die in typischer Harnstellung strahlte, wurde von einer jüngeren naso-genital während des Harnens berochen und flehmte daraufhin. Anschließend harnte diese Kuh ebenfalls, und ein in der Zwischenzeit akustisch und olfaktorisch angelockter, näher gekommener, jüngerer Bulle hielt seine Nase in den fließenden Harn, worauf er sofort flehmte und dann auch Harn abgab, der wiederum von einer anderen Kuh unter lebhaftem Zungenspiel aufgenommen wurde, die nach folgendem Flehmen nun ebenfalls harnte und einen weiteren Bullen zum Flehmen veranlaßte.

Es standen fünf Tiere hintereinander in einer gebogenen Kette, die alle - außer der ersten Kuh der Kette - flehmten und anschließend Harn absetzten. Als das letzte Tier der Kette flehmte, war diese bereits in Auflösung begriffen.

Von McHugh (1958) ist bekannt, daß die Bisonbullen ihre Nasen gerne in den Harnstrom halten.

Bei den Equiden und Tapiren wird vor dem Flehmen der Kopf oft in heftige Schüttelbewegungen versetzt, wie dies bei den Aucheniden (Pilters 1954, 1956) die Regel ist. Das heftige Schütteln des Kopfes beim Beriechen von Ausscheidungen ist bei vielen Ungulaten anzutreffen (Frädrich 1965).

Der Ansicht Schneiders (1931), daß dadurch der Duftstoff-region im Sinne einer Ekelbewegung ausgewichen werden

soll, kann ich mich mit Walther (1960) und v. Richter (1965) nicht anschließen, denn das immer wieder erfolgende Hinwenden zur Duftstoffquelle widerspricht dem.

Zusätzliche Mahlbewegungen der Kiefer können bei allen Huftieren beobachtet werden und stehen sicherlich zu der starken sexuellen Erregung der Tiere in Beziehung, zumal von Fall zu Fall die Tiere enorm speicheln können und Schaum vor dem Maul haben. Vielfach ist diesem Kauen sogar ein gewisser Ausdruckswert zuzuerkennen.

Die nach diesen geschilderten Verhaltensweisen folgende Flehmgebärde, die aus verschiedenen Elementen zusammengesetzt ist, bei den einzelnen Huftiergruppen prinzipiell nicht sehr variiert, aber doch artgemäße Unterschiede zeigt, soll nun detailliert dargestellt und innerhalb der verschiedenen Ungulatengruppen verglichen werden.

1. Kopfhaltung

Gemeinsam demonstrieren alle flehmenden Huftiere das langsame Hochheben des Schädels aus einer Normallage in eine für diesen Ausdruck charakteristische Schräglage, die bei den einzelnen Gruppen doch Verschiedenheiten zeigt. Auffallend ist die starke Anspannung der Kopf- und Halsgegend.

Die Equiden bringen den Kopf derart in Schräglage, daß der Unterkiefer und die Halsunterseite fast eine gerade Linie bilden. Der Kopf wird dabei nach vorne gestreckt und so in die Höhe verlagert, daß er über die Horizontale hinausgeht. Kopf- und Halslinie stehen zur verlängerten Körperlängsachse im Winkel von 30 bis 40°; dabei ist der Kopf in Verlängerung der Halslinie angehoben.

Bei geringerer Intensität brauchen die Kiefer nicht über die Waagrechte hinausgehen.

Der Kopf kann nach links oder rechts (lateral) in Schräglage verdreht sein, wie dies bei den Paarhufern, besonders bei den Antilopen, häufig zu sehen ist.

In der Kopfhaltung zeigen die Equiden keine artspezifischen Unterschiede, wie dies Trumler (1959) für die Kopfhaltung beim Rossigkeitgesicht feststellen konnte.

Bei den Tapiren ist die waagrechte Kopfhaltung während des Flehmens am häufigsten, obwohl bei sehr starker Intensität der Tapir den Kopf auch schräg nach oben über die Horizontale hinaus erkennen läßt, ähnlich, aber nicht so stark wie bei den Equiden. Unterkiefer und Halsunterseite sind dann fast gerade gestreckt.



Abb. 1 Flehmender Tapir
mit waagrecht
Kopfhaltung



Abb. 2 Intensiv flehmender Tapir
mit über die Horizontale
hinausgehender Kopfhaltung

Bei den Nashörnern sind meinen Beobachtungen zufolge
die Verhältnisse ähnlich wie beim Tapir; der Kopf ge-
langt kaum über die Waagrechte hinaus.



Abb. 3 Horizontale Kopfhaltung
von *Diceros bicornis*

Kopf und Hals der beiden massig gebauten "altertümlichen" und als "lebende Fossilien" (Thenius 1965) bezeichneten Unpaarhufergruppen zeigen eine geringere Beweglichkeit als Kopf und Hals der Equiden. Der muskulöse Hals ist wenig gegen den Rumpf abgesetzt und tritt daher bei der Bildung der Schräglage nicht so deutlich in Erscheinung.

Gemäß der größeren Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues und des größeren Artenreichtums erscheint die Kopfhaltung bei den Artiodactyla variabler, ist bei den einzelnen Gattungen aber relativ konstant.

Bei den Rindern wird der Kopf vorgestreckt und bis zur Horizontalen erhoben; auch bei intensiven Flehmen wird der Kopf fast nie darüber hinaus in Schräglage gebracht. Bei den kurzhornigen Rindern, wie Wasserbüffel (*Bubalus arnee*), Bison (*Bison americanus*) und Wisent (*Bison bonasus*) liegen die Spitzen der Hörner dann in der Höhe des Halsansatzes bei waagrecht gehaltenem Nasale.

Bei einem Hochlandrinderbullen, dem eine Harnprobe von einem erhöhten Standort aus gereicht wurde, konnte die Gebärde kurz mit einer über die Rückenlinie hinausgehenden Kopfhaltung beobachtet werden; allerdings wurde der Kopf dann sofort wieder beim Höhepunkt des Flehmens in die normale Flehmhaltung gebracht.

Die Giraffen nehmen beim Flehmen den Kopf meist über die Horizontale hinaus in Schräglage, dabei wird der Hals etwas gesenkt und erscheint noch gestreckter. Backhaus (1961) berichtet allerdings, daß der Kopf nicht immer angehoben wird; das Anheben des Kopfes hängt auch hier von Intensität des Flehmens ab.

Das Okapi und die Mehrzahl der Antilopen strecken den Hals nie nach vorne, sondern halten ihn normal. Der Kopf bleibt parallel zur Rumpflängsachse (Walther 1960) und

wird stets horizontal gehalten. Das Okapi zeigt ohne Zweifel in seinem gesamten Verhalten "antilopenhafte" Züge (Walther 1960), und so auch beim Flehmen. Häufig wird bei ihnen während des Flehmens der Kopf zur Seite gewendet und in dieser Haltung die Gebärde vollendet.

Elenantilopen (*Taurotragus oryx*) vermögen bei stärkerer Intensität die Nase noch hochzuheben; ebenso erfolgt bei den Sasin-Antilopen (*Antilope cervicapra*) und bei der Nilgau-Antilope (*Boselaphus tragocamelus*) ein Anheben des Kopfes über die Horizontale hinaus, so daß das Gehörn gerade liegt.



Abb. 4 Flehmende Nilgau-Antilope

Bei den Antilopen ist auffallend, daß sie den Kopf mehr als alle anderen Huftiere häufig seitlich und nach hinten verdrehen, wenn sie flehmen.

Thomson-Gazellen (*Gazella thomsoni*) zeigen eine abnorme Haltung (Walther 1960), indem sie den Kopf von allen bisher beobachteten Antilopen am steilsten halten, während sonst bei den Antilopen der Kopf kaum über die Waagrechte hinausgeht.

Die Caprovinae (Haas 1959, Steinhauf 1959) halten den Kopf normal horizontal und heben ihn auch nur bei stärkerer Erregung; bei flehmenden Steinböcken und Mähnschafen liegt der Kopf so weit zurück, daß der Nasenrücken waagrecht ist.



Abb. 5 Kopfhaltung eines flehmenden
Mähnschafbockes

Auch beim Thar (*Hemitragus jemlahicus*) liegt der Nasenrücken gerade, und die kurzen Hörner befinden sich in Halshöhe.

Ein ganz anderes Bild bezüglich der Kopfhaltung weisen flehmende Tylopoden auf. Trampeltiere (*Camelus bactrianus*) biegen bei starker Erregung den Hals so weit nach hinten, so daß dieser fast senkrecht gehalten wird; dabei wird der Kopf so hoch wie nur möglich angehoben und aus der waagrechten Lage in eine extreme Steillage gebracht. Noch weiter heben die Dromedare (*Camelus dromedarius*) den Kopf und biegen ihn fast vertikal auf (Pilters 1954, 1956).

Bei den Altwelt-Tylopoden wird stets der Hals stark durchgebogen. Bei den Trampeltieren erfolgt meist ein früheres Senken des Kopfes als beim Dromedar.

Die Kamele zeigen wohl von allen flehmenden Tieren die auffallendste Gestaltsveränderung. Selbst bei schwacher Erregung geht der Kopf über die horizontale Haltung hinaus. Die Längsachse des Kopfes überschreitet bei den Tylopoden während des Flehmens in allen Intensitätsstufen die Waagrechte, wobei ein Winkel von 30 bis 90° gebildet werden kann.



Abb. 6 Kopfhaltung eines flehmenden
Kamelhengstes

Bei den Aucheniden wird der Kopf nicht so steil angehoben. Beim Flehmen wird häufig der Kopf seitlich als auch rhythmisch auf und ab bewegt. Diese pendelnden Kopfbewegungen beim Flehmen, verbunden mit starkem Schnaufen, zeigen sich auch bei den Altwelt-Tylopoden.

Die Cerviden heben den Kopf nur bei starker Erregung über die Waagrechte hinaus. Beim Reh (*Capreolus capreolus*), das den Kopf immer horizontal hält, liegen dann die Stangen des Geweihes parallel zur Rückenlinie. Beim Rothirsch (*Cervus elaphus*) hat die Kopfhaltung während des Flehmens Ähnlichkeit mit der, die ein röhrender Hirsch zeigt.

Das Anheben des Kopfes, das Strecken und Heben des Halses und die dadurch bedingte Schräglage lassen eine graduelle Abstufung zu und entsprechen verschiedenen Erregungsstufen. Aufgrund der Kopfhaltung lassen sich Intensitätsstufen des Flehmens differenzieren.

Die Kopfhaltung kann als "gruppenspezifisch" bezeichnet werden; sie ist prinzipiell durch das Hochheben des Kopfes in eine Steillage gekennzeichnet.

2. Lippenmimik

Die Lippenmimik ist durch die verschiedene Beweglichkeit der beteiligten Kopfteile bedingt.

Die Flehmgebärde ist neben der Exponierung des Kopfes in die Schräglage noch durch die Beteiligung der Lippen und der Nasenteile charakterisiert. Häufig erfolgt die weitere Ausgestaltung dieser Gebärde durch das Lippenspiel bereits vor oder mit dem Heben des Kopfes. Die gezeigte Lippenmimik unter Einbeziehung der Weichteile der Nasenregion hat diesem Ausdruck den Namen "Rümpfgebärde" (Schneider 1930) eingetragen. Bei allen Huftieren wird grundsätzlich Ober- und Unterlippe zur Schaffung dieser Gebärde mit herangezogen. Je nach Beweglichkeit dieser Mund- und Nasenteile, besonders der Oberlippe, zeigt sie sich bei den verschiedenen Gruppen in mannigfacher Ausprägung, die wiederum je nach Erregungszustand in verschiedener Abstufung zu beobachten ist.

Bei den Equiden, die eine gut ausgebildete Fascialmuskulatur besitzen und dementsprechend bewegliche und somit ausdruckschaffende Lippen haben, ist es in erster Linie die Oberlippe, deren vorderer Teil weit nach oben gezogen und distal etwas umgestülpt wird, so daß die Schleimhaut der Lippeninnenseite deutlich nach außen tritt.

Am ausgeprägtesten erscheint dieses Umklappen der Oberlippe bei den ausdrucksfähigen Eseln und echten Pferden, sowie bei den Steppen- und Bergzebras. Überhaupt zeichnen sich die Bergzebras durch außerordentlich lebhaftes Muskelspiel der Lippen- und Nüsternmuskulatur sowie durch Ausbildung eines kleinen "Lippenfingers" aus. Die große Dehnbarkeit der Nüstern des Bergzebras (*Equus zebra hartmannae*) fiel bereits Antonius (1930) auf.

Die mimische Ausdrucksfähigkeit des Grevyzebra dagegen ist sehr gering entwickelt, die Nüstern sind klein und wenig dehnbar, und die Lippen haben nicht die große Beweglichkeit der genannten Equiden. Umso überraschender ist bei ihnen die starke Ausbildung der Flehmgebärde, bei der die Oberlippe doch stark aufgewölbt ist, so daß auch hier wie bei den anderen Equiden beim Flehmen die Schneidezähne des Oberkiefers deutlich sichtbar werden. Von allen Mimiken wird gerade das Flehmen beim Grevyzebra (*Equus grevyi*) "mit wahrer Hingabe" (Antonius 1937) ausgeübt.

Die rüsselartig ausgebildete Tapirnase kann aufgrund der großen Beweglichkeit distal hochgestülpt und nicht nur gestreckt, wie Schneider (1930) meint, sondern auch aufgewölbt werden (Abb. 2). Der aufgeworfene Rüssel läßt die fast dreieckige Oberlippe erkennen und zeigt eine median verlaufende Längsfurche. Das Maul ist beim Flehmen leicht geöffnet.

Beim afrikanischen Spitzmaul-Nashorn (*Diceros bicornis*) wird die Oberlippe ebenfalls hochgezogen und leicht

umgestülpt, dabei wird ein "fingerartiger" Fortsatz sichtbar, der bei dem Breitmaul-Nashorn (*Ceratotherium simum*) fehlt.



Abb. 7 Lippenmimik des flehmenden
Spitzmaul-Nashorns
(*Diceros bicornis*)

Beim afrikanischen Nashorn (*Diceros bicornis*) wird die Oberlippe ebenfalls hochgezogen und leicht umgestülpt; dabei wird ein fingerartiger Fortsatz sichtbar, der dem Breitmaul-Nashorn (*Ceratotherium simum*) als typischem Grasfresser fehlt.

Die breite eckige Unterlippe des indischen Nashorns (*Rhinoceros unicornis*) wird beim Flehmen nach unten hängen gelassen und der rüsselförmige Fortsatz der Oberlippe stark aufgebogen. Dieser Fortsatz ist beim kleineren Java-Nashorn (*Rhinoceros sondaicus*) noch länger, und so erscheint die Oberlippe während der Gebärde noch auffälliger.

Das unter dem Nasale liegende Oberkieferbein (Maxillare) hat als Muskelansatzstelle für Nasen- und Oberlippenmuskulatur besondere Bedeutung. An ihm und den proximalen Teilen des Jugale und Lacrimale entspringen jene Muskeln, die für die bei allen Equiden freie Beweglichkeit des Lippenspiels so bedeutsam sind.

Das Hochziehen der Oberlippe bewirkt der *Musculus levator labii maxillaris proprius*, der bilateral an der Oberlippe ansetzt. Vielfach erscheint beim Flehmen die Oberlippe, besonders bei geringer Intensität, schief, also einseitig hochgezogen, da einer der beiden Muskeln stärker betätigt wird.

Meist folgt jedoch die Oberlippe dem Zug der vereinigten Sehne des Hebermuskels und führt somit zu einer gleichmäßigen Beteiligung der Oberlippe beim Flehmen.

Durch das Hochziehen der Oberlippe werden die Nasenweichteile frontalwärts geschoben und die Nase "gerümpft". Der *Musculus nasolabialis* (Nasenlippenheber) ist dabei stark beteiligt (Antonius 1951).

Beim Tapir wird der Rüssel durch die Muskelzüge der *Musc. maxillolabialis* und *Musc. nasolabialis* verlängert und aufgebogen. Die Unterlippe wird bei den Equiden nach unten gezogen und auch leicht von den Zähnen des Unterkiefers abgehoben, so daß die Schleimhaut des Unterkiefers sichtbar wird. Die Unterlippe kann dabei leicht herabhängen, ohne daß sie als "fängisch" gestellt erscheint.

Das Spiel der Unterlippe ist bei den Equiden sehr gleichförmig ausgebildet und zeigt keine artspezifischen Unterschiede. Das Niederziehen der Unterlippe bewirkt der *Musc. depressor labii mandibularis*. Die Zahnreihen sind bei den Equiden stets geschlossen und geben keinen Spalt frei, dabei erscheint das Maul durch die Lippenstellung V-förmig geöffnet.

Die Equiden stellen die einzige Gruppe der Ungulaten dar, bei der während des Flehmens die Zahnreihen geschlossen sind. Ebenso sind bei ihnen die Nasenlöcher (Nüstern) zusammengezogen und geschlossen, was sicherlich durch die starke Beteiligung der Oberlippe und der Nasenweichteile bedingt ist.

Beim Tapir und Nashorn sind die äußeren Nasenöffnungen während des Flehmens stark erweitert und gebläht. Die leicht von den unteren Incisivi abstehende und bei Nashörnern weiter heruntergezogene Unterlippe gibt noch einen Teil der Schleimhaut des Unterkiefers frei. Zuweilen kann beim Tapir die Zunge zwischen den geöffneten Kiefern über die Zähne hinaus hervortreten und distal nach unten gebogen werden. Nashorn und Tapir öffnen je nach Intensität beim Flehmen das Maul.

Die "nashorn-" bzw. "tapirartige" Beweglichkeit der Einhufer-Oberlippe hat bereits Hediger (1952) stark beeindruckt, wobei er besonders auf die bewegliche Oberlippe mit entsprechender Innervierung bei den Zebras hinweist. Besonders das Grevy-Zebra hat als "Triebefresser" eine äußerst bewegliche Oberlippe, die hochgezogen und distal leicht aufgestülpt wird.

Die beweglichsten Lippen unter den wiederkäuenden Huftieren haben ohne Zweifel die Tylopoden. Oberlippe und Unterlippe dieser Tiere sind lang und gut mit Muskeln versorgt, so daß sie in der Lage sind, eine ausgeprägte Mimik hervorzubringen. Sie ziehen die gespaltene Oberlippe derart vom Oberkiefer ab, daß dieser vollkommen entblößt ist und die hakenförmigen Schneidezähne hervortreten. Die aufgebogenen vorderen Teile der Oberlippe werden stark in die Höhe gezogen; dabei können die beiden Hälften der gespaltenen Oberlippe zusätzlich noch lateral auseinanderweichen. Bei größerer Intensität wird das Maul

weit aufgerissen und die Zunge kann vor und zurückschnellen. Bei geringerer Intensität werden die Zahnreihen nur einen Spalt geöffnet und die Oberlippe wenig hochgezogen. Die Nasenöffnungen sind bei allen Tylopoden während des Flehmens stark erweitert.

Entsprechend der geringer differenzierten Fascialmuskulatur und daher weniger beweglichen Ober- und Unterlippe ist das mimische Ausdrucksvermögen bei den Rinderartigen stark beschränkt. Die Lippenmimik tritt bei den Rindern und auch bei den Cerviden nicht so auffällig in Erscheinung wie bei den Equiden. Die Oberlippe wird zwar hochgezogen, doch kaum aufgebogen. Beim Bison und Wisent zeigt sich keine Aufwölbung der Oberlippe, doch wird durch das Hochziehen der Oberlippe die Muffel stirnwärts geschoben und der Nasenrücken somit "in Falten gelegt". Die Kauplatte des Oberkiefers ist gut sichtbar. Die Unterlippe wird so weit nach unten gezogen, daß die Kronen der unteren Schneidezähne frei hervorragen. Die Zahnreihen weichen nur gering auseinander und zeigen einen schmalen Mundspalt. Die halbmondförmigen Nasenlöcher sind stark gebläht. Die Oberlippe wird bei den Rindern nicht vom Kiefer abgehoben.

Bei den Cerviden wird die Oberlippe leicht zurückgezogen, während die Unterlippe nicht sichtbar beteiligt ist. Die Nüstern sind offen, und das Maul wird leicht geöffnet.

Bei den Paarhufern wandelt sich das mimische Bild schon aufgrund der anders gearteten anatomischen Verhältnisse. Durch das Hochziehen der ungespaltenen Oberlippe wird anstatt der oberen Schneidezähne, wie dies bei den Perissodactyla der Fall ist, die verhornte Kauplatte sichtbar. Das "Rümpfen" der Nase ist deutlicher zu sehen, da eine die Nasenlöcher umgebende, haarlose "Muffel" ausgebildet ist.

Anders als beim Okapi mit einer unauffälligen Lippenmimik, aber doch deutlich unterscheidbarem Flehmen, wird bei den Giraffen, die eine sehr bewegliche und weiche, formgebende Oberlippe besitzen, diese stark aufgebogen, so daß die inneren Lippenbereiche nach außen kommen. Das Okapi zeigt dagegen ein leichtes Hochziehen der Oberlippe, während die Unterlippe fast nicht beteiligt ist.

Das nicht sehr auffällige Flehmen des Okapis (*Okapia johnstoni*) (Walther 1960) wird noch durch das fast geschlossene Maul unterstrichen. Obwohl auch bei den Giraffen (*Giraffa camelopardalis reticulata*) die Kiefer nicht auseinanderweichen, ist die Mimik schon allein durch die umgeklappte Oberlippe eindrucksvoll.

Die größten und beweglichsten Oberlippen und damit die prägnantesten und eindrucksvollsten Flehmgebärden zeigen die ausgesprochenen Laub- und Zweigfresser.

Die Tapire und die (blätterfressenden) Nashörner haben alle sehr bewegliche Oberlippen, die entweder Rüsselbildung zeigen oder mit fingerförmigen Fortsätzen versehen sind. Bei den Paarhufern bilden die Giraffen ein gutes Beispiel für einen Laubfresser mit äußerst beweglicher Oberlippe.

Die Antilopen zeigen ebenfalls eine deutliche Flehmgebärde, indem sie die Oberlippe hochziehen und die Unterlippe locker herabhängen lassen. Das Maul ist V-förmig geöffnet, wobei die Kiefer aber kaum auseinanderklaffen (Walther 1963, 1964).

Bei den Schafen und Ziegen wird die Unterlippe nur gering gesenkt, die Oberlippe aber deutlich angezogen und in der Mitte leicht "dreieckig" aufgewölbt. Die Nase ist gerümpft;

die Kauplatte im Oberkiefer ist sichtbar; die Nüstern sind weit geöffnet.



Abb. 8 Flehmender Schafbock,
von vorne



Abb. 9 Flehmender Schafbock,
von der Seite

Die Flehmgebärde ist in ihrer Ausbildung bei den verschiedenen Huftiergruppen sehr gleichförmig und läßt im Vergleich zu anderen mimischen Ausdrucksbewegungen keine sehr große Variationsbreite erkennen. Das Erscheinungsbild des Flehmens ist bei allen Ungulaten recht ähnlich, am variabelsten ist die Dauer des Flehmens.

In Ermangelung absolut zuverlässiger Differentialmerkmale soll der meist "subjektiv" gebrauchte Begriff "Intensität" zur Kennzeichnung von drei Stufen herangezogen werden. Eine Abgrenzung von Intensitätsstufen läßt sich allerdings nur grob skizziert angeben. Die Intensitätsstufen, die nun ohne allzu große Schwierigkeiten beim Flehmen festgestellt werden können, werden wie folgt dargelegt:

Geringste Intensität

Der Kopf befindet sich noch in Normallage und ist nicht angehoben; die Oberlippe gerät in zuckende Bewegung und wird kurz angehoben. Die Unterlippe ist bei der Bildung der Gebärde (noch) nicht beteiligt.

Die typische starre Haltung fehlt.

Mittlere Intensität

Der Kopf wird in eine für die betreffende Tierart charakteristische Schräglage gebracht. Die Oberlippe ist hochgezogen bzw. aufgewölbt. Die Unterlippe wird von den Zähnen leicht nach unten abgehoben. Das Lippenpiel ist noch unruhig.

Die Gebärde wird starr.

Das Tier befindet sich noch nicht voll in einem "tranceartigen" Zustand.

Maximale Intensität

Steilste Kopfhaltung; die Oberlippe ist so stark hochgezogen, daß der Oberkiefer frei liegt. Die Unterlippe gibt die Kronen der unteren Schneidezähne frei.

Das Tier befindet sich in einem starren, "tranceartigen" Zustand.

Diese Intensitätsstufen, die sich sicher noch detaillierter differenzieren lassen, entsprechen bestimmten Erregungszuständen und sind auch von diesen in ihrer Ausbildung abhängig. Eine weitere eindeutige Abhängigkeit der Intensität des Flehmens besteht auch zur Qualität der das Flehmen auslösenden Geruchsstoffe.

Als erste schwächste Andeutung (Intention) sieht man bei in Normallage befindlichem Kopf das schwache Zucken besonders der Oberlippe, die nur kurz vom Oberkiefer abgehoben wird. Die Unterlippe bedeckt noch die Schneidezähne und ist auch noch gegen diese gepreßt. Auch ist die Flehmdauer kurz, so daß genau beobachtet werden muß, um diese Intention des Flehmens richtig zu deuten.

Die nächste Stufe zeigt nun das Flehmen bereits deutlich, da nun der Kopf aus der Normallage in die für das Individuum spezifische Schräglage exponiert wird. Die Oberlippe wird nun so weit hochgezogen, daß die Schneidezähne bzw. die Kauplatte sichtbar werden. Die Unterlippe ist nun nach unten verlagert, so daß sich die Lippen voneinander abheben. Bei den Arten, die das Maul öffnen, weichen auch die Zahnreihen auseinander.

In der letzten, hier unterschiedenen Flehmstufe kommt es dann zum größtmöglichen Auseinanderweichen der Zahnreihen (außer Equiden und Okapi) bei steilster Kopflage. Die Oberkiefer und die Kronen der unteren Schneidezähne liegen vollkommen frei. Dazu kommt noch als weiteres typisches Merkmal die vollkommen bewegungslose und erstarrte Gestalt des Tieres.

Der Ausklang der Flehmgebärde äußert sich darin, daß die Oberlippe entspannt wird und in die Ausgangsstellung zurückgeht. Ebenso gelangen Kopf und Hals in die Normallage. Ob zuerst die Entspannung der Lippenmuskulatur oder das Zurückgehen von Kopf und Hals in die Normallage erfolgt, kann von Fall zu Fall verschieden sein.

Das Naserümpfen, das durch das Hochziehen der Oberlippe bewirkt wird und das der Mimik die Bezeichnung "Rümpfgebärde" eingebracht hat, charakterisiert aber nur das Lippenspiel unter Einbeziehung der Nasenteile, und daher ist der Begriff durch das Nichtberücksichtigen anderer typischer Erscheinungen einengend und gibt nicht exakt das wieder, was man unter dem Flehmen versteht.

Der Terminus "Flehmen" umfaßt daher noch andere typische Merkmale.

Dieser Ausdrucksäußerung wird man sicher nur dann voll gerecht, wenn man den gesamten Merkmalskomplex erfaßt, wobei sich Lippen- und Nasenausbildung, Kopf- und Halshaltung, Ohren- und Schwanzstellung zu einer funktionellen Einheit verbinden.

Ohrenstellung

Die Ohren, bifunktionell der Schallrezeption und der Stimmungswiedergabe dienend, dürfen gemäß der zweiten Aufgabe nicht außer acht gelassen werden.

Die Stellung der Ohren nach vorne bedeutet Sicherheit für das Tier und Bereitwilligkeit zur intraspezifischen Kontaktaufnahme. Diese nimmt umso mehr ab, je weiter die Ohren nach hinten gelegt werden. Das Nachhintenlegen der Ohren schließt den Kontaktwunsch aus und kann sogar Kampfandrohung zum Ausdruck bringen.

Bei den Equiden stehen die Ohren beim Flehmen immer aufrecht mit den Ohrenöffnungen nach außen oder nach vorne zeigend. Die großen löffelförmigen Ohren des Grevy-Zebras, die allgemein wenig am Gebärdenspiel beteiligt sind (Antonius 1938), zeigen beim Flehmen nach vorn oder seitlich und unterstreichen damit die Kontaktbereitschaft, die durch das Flehmen bewirkt werden soll.

Bei den Tylopoden erscheinen sie, ebenso wie bei den Giraffiden, aufrecht und leicht zurückgestellt (Walther 1960, Backhaus 1961). Die Tapire und Nashörner haben aufgerichtete Ohren mit der Öffnung nach außen. Obwohl der Tapir relativ geringe Ausdruckserscheinungen zeigt, stellt gerade das Flehmen eine sehr prägnante Ausdrucksleistung dar, dessen Ohrenspiel grundsätzlich dem der Equiden entspricht, doch aufgrund der kleineren Ohren weniger markant ist.

Die Stellung der Ohren unterstreicht diese Ausdruckserscheinung und gibt ein momentan weitgehend soziales Sicherheitsgefühl während des Flehmens kund.

Bei Zebra-Hengsten konnte ich in einigen Fällen während des Flehmens schwacher Intensität die Ohren zurückgestellt beobachten. Ob dies ein Ausdruck von Unsicherheit oder davon unabhängig dem Ausdruckskomplex des Drohens zugeordnet werden muß, ließ sich nicht exakt feststellen, obwohl in nur geringer Entfernung (innerhalb der Individualdistanz) sich ein junger Hengst bewegte, gegen den unter Umständen ein Drohen angebracht gewesen wäre. Allerdings kann es sich auch um eine Überlagerung andersartiger Stimmungen handeln.

Bei den mit unbeweglicheren Ohren ausgestatteten Boviden lassen sich die Stimmungen an den Ohren weniger deutlich ablesen als bei den mit auffälligeren Ohrenmuscheln und lebhaftem Ohrenspiel versehenen Einhufern.

Generell läßt sich sagen, daß die Ohren während des Flehmens nie zurückgelegt werden.

Schwanzhaltung

Der Schwanz kann als gestisches Ausdrucksmittel und insbesondere als "Stimmungsbarometer" zur Unterstützung der mimischen Ausdrucksbewegungen mit herangezogen werden, zumal durch ihn bestimmte Erregungslagen mit charakterisiert werden. Mit der Analyse der verschiedenen Ausdrucksfunktionen des Schwanzes hat sich vor allem Bopp (1954) eingehend beschäftigt.

Bei den Equiden wird der Schwanz während des Flehmens nur schwach angehoben, kann aber bei stärkerer Erregung dann seitlich geschlagen werden. Die Rinder lüften dieses "Stimmungsbarometer" ebenfalls nur gering. Bei intensivem Flehmen vermögen Mähnnenschafe (Haas 1959) und einige Antilopen den Schwanz steil hochzustellen, eine Beobachtung, die auch für die Aucheniden zutrifft.

Augenspiel

Das Augenspiel weicht während des Flehmens vom Normalzustand ab. Die Augen sind vielfach halb geschlossen oder, wie bei intensiv flehmenden Equidenhengsten auffällig ist, verdreht, so daß das "Weiße" des Auges eindrucksvoll gezeigt wird.

Bei Schafböcken sind die Augen bei starker Erregung "blutunterlaufen", wie dies ja für das "Faungesicht" (Antonius 1939, Goethe 1939) der brünstigen Caprinenböcke typisch ist. Dieses als Drohen aufgefaßte Faungesicht soll, da es ebenfalls an das Geschlechtsleben - aber unabhängig von Geruchsreizen - gebunden ist, in die Flehmgebärde übergehen können.

Körperhaltung

Charakteristisch und eindeutig abgrenzend gegen andere mimische Ausdrucksbewegungen ist die Starre, in die das betreffende Tier während des Flehmens verfällt. Das flehmende Tier befindet sich, wie Walther (1960) sehr treffend bemerkt, in einem "tranceartigen" Zustand oder, wie Heck (1965) meint, "in einer merkwürdigen Verzückung" und scheint diese Gebärde geradezu "auskosten" (Antonius 1937) zu wollen. Unterstrichen und betont wird diese in der Regel statuenhafte Haltung, die das Tier wie gelähmt erscheinen läßt, noch durch die fast geschlossenen Augen und durch die momentane Bewegungslosigkeit des Kopfes.

Die Starrheit und Benommenheit der Haltung während des Flehmens unterscheidet diese Äußerung ebenso wie die meist gegebene Bindung an den Geruchssinn von allen anderen bekannten und beschriebenen mimischen Ausdrucksbewegungen.

Atmungstätigkeit

Einzig und sehr auffallend ist bei dieser Gebärde das Aussetzen der Atemtätigkeit. Dies läßt sich gerade an Tagen mit mäßiger Außentemperatur durch das Fehlen der Ausatemungsdämpfe klar erkennen. Ebenso kann mit dem Stethoskop bei Eseln und Pferden kein Atmungsgeräusch festgestellt werden. Bereits Schneider (1932) wies darauf hin, daß die Atmung "arretiert" sein könnte. Bei dem Flehmvorgang kann es sich also auf keinen Fall um ein Wittern handeln, wie in der älteren Literatur immer wieder vermutet wurde. Das Flehmen wurde mit dem Schnüffeln der Hunde analogisiert und physiologisch als erhöhte Ausnutzung des Geruchssinns angesehen (Schmaltz 1921).

Handlungen nach dem Flehmen

Genauso wie vor dem Flehmen zeigen die Huftiere nach Abklingen der Gebärde ein Lecken mit der Zunge über Lippen und Nasen. Das kann nun zu nochmaligem Flehmen führen, da dadurch wieder Duftstoffe in die Mundhöhle gelangen.

Haas (1959) hat bei den Mähnschafen, Walther (1963, 1965), Buechner u. Schloeth (1965) haben bei Antilopen auf das intensive Lecken mit der Zunge nach dem Flehmen aufmerksam gemacht.

Bei den Antilopen findet sich auch häufig nach dem Flehmen das Scharren mit den Vorderhäufen (Walther 1963, 1964, Schomber 1964).

Die Tylopoden belecken nach dem Flehmen ausgiebig ihre Lippen und schütteln wie in einer Ekelbewegung (Pilters 1956) anhaltend die langen Lippen.

Der Übergang des Flehmens in das Faungesicht kann auch erfolgen. In vielen Fällen ist nach dem Flehmen zu beobachten, daß das Tier harnt oder seltener kotet. Das Flehmen kann ebenfalls mit der Erektion des Penis verbunden sein, dem anschließend sexuelle Verhaltensweisen wie Intention zum Aufreiten oder das Aufreiten selbst folgen können. In gewissen Fällen kann aber auch nach dem Flehmen das bereits erigierte Glied wieder eingezogen werden. Die Einhufer lecken über Lippen und Nüstern und schütteln häufig mit dem Kopf.

Bei einem für längere Zeit abgesperrten Eselhengst folgte das Kopfschütteln mit anhaltendem Schreien immer dann, nachdem er durch Genitalsekrete von weiblichen Tieren zum Flehmen gebracht wurde. Ein anderer Eselhengst, der

ebenfalls isoliert von den Stuten gehalten wurde, begann sehr häufig nach dem Flehmen zu weben, d. h. den Kopf rhythmisch hin- und herzubewegen. Nach Meyer-Holzappel (1939) sind die höchsten Kurvengipfel des Webens mit erregenden Vorgängen für das Tier verbunden und die Erregung demzufolge Anlaß für das Weben.

Die Hengste, die getrennt von den Stuten gehalten und mit Genitalsekreten konfrontiert werden, geraten sichtlich in Erregung. Diese Bewegungsstereotypie zeigt sich dann, wenn sich das affektive Streben des Tieres auf eine Situation richtet, an deren Erreichen es behindert ist, nämlich das Hinstreben zu der rossigen Stute. Beim Affektstau tritt dann häufig eine Bewegungsstereotypie auf, in diesem Fall das Weben.

"Flehmenähnliche" Mimik

Schneider (1930) beobachtete beim Schabrackentapir noch eine weitere Mimik, die er als "flehmenähnlich" bezeichnet; von v. Richter (1965) wird das Auftreten dieser Mimik bestätigt und streng vom Flehmen unterschieden.

Diese Gebärde hat allerdings große Ähnlichkeit mit dem Flehmen, zumal der Kopf genau wie beim Flehmen schräg nach oben verlagert und die Oberlippe so abgehoben wird, daß der Oberkiefer frei liegt. Als Unterschied zum Flehmen findet sich lediglich, daß das Maul geschlossen bzw. nur leicht geöffnet ist. Ebenso wenig konnte von v. Richter (1965) das beim Flehmen auftretende Kauen und Schlecken mit der Zunge festgestellt werden. Die Auslösung erfolgt auch durch Geruchsreize, die aber nicht von Harn oder Kot stammen sollen.

Diese Mimik ist meines Erachtens genau die, die ein Tapir bei wenig intensivem Flehmen zeigt, auch dann, wenn er Harn berochen hat. Der Ansicht des letztgenannten Autors, daß es sich hierbei um eine "Vorstufe des Flehmens" handelt, will ich entgegensetzen, daß diese "flehmenähnliche" Mimik nichts anderes darstellt als ein Flehmen geringer Intensität. Es ist offensichtlich, daß bei dieser Gebärde das typische Ausdrucksmuster des Flehmens erkennbar ist.

Zusammenfassend läßt sich das Flehmen allgemein dadurch charakterisieren, daß bei diesem - vorwiegend an das Geschlechtsleben gebundenen - Ausdruck ein Anheben des Kopfes in eine Schräglage, bei starrer Körperhaltung und ausgeprägtem Lippenspiel, auftritt. Der auslösende Faktor ist ein olfaktorischer Reiz.

Motivationsanalyse

Es ist nun wesentlich, zuerst einmal einen Überblick über die Situation zu erhalten, in denen das Flehmen auftritt. Die Kenntnis der inneren und äußeren Ursachen, die zum Flehmen führen, lassen dann einen Schluß auf die Funktion, d. h. auf die Wirkung des Flehmens für das Individuum selbst als auch auf die Artgenossen zu.

Diese geruchlich orientierte Ausdrucksbewegung ist, wie Schneider (1930) bereits richtig erkannt hat, mit dem Sexualverhalten der Tiere in Beziehung zu setzen und läßt sich daher bevorzugt im Paarungsgeschehen der das Flehmen demonstrierenden Tiere feststellen.

Das Paarungsvorspiel und die Vollendung dessen, die Kohabitation (Paarung), sind daher prinzipiell geeignet,

die Situation, die das Flehmen beinhalten, besonders zu erfassen.

Daneben bieten sich im allgemeinen Begegnungsverhalten bei der intraspezifischen Kontaktnahme, z. B. bei naso-analer, besonders aber bei naso-genitaler Kontrolle, wie auch bei der Prüfung von Harn- und Kotstellen, immer wieder Gelegenheiten, diese Gebärde zu beobachten. Die Abgabe von Harn und Kot hat ja bei vielen Tieren eine über das zum Stoffwechselgeschehen hinausgehende wichtige biologische Bedeutung (Hediger 1944) und besitzt die Funktion bei der Schaffung von interindividuellen Beziehungen informativ zu wirken. Besonders das Harnen ist als eine wichtige innerkörperliche Ausdrucksform anzusehen. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, welche Kontrollform bei der einzelnen Tierart dominiert und auf welche Weise der Kontakt aufgenommen wird. Meist wird der Kontakt durch olfaktorische Merkmale, gleich, in welchem Funktionskreis sich zwei Individuen befinden, aktiviert. Hier bestätigt sich, daß der Geruch ein stark affektiver Sinn ist (Zwaardemaker 1912).

Anhand einiger ausgewählter Protokolle des Paarungsverhaltens, wie auch von intraspezifischen Kontaktversuchen, werden die Situationen aufgezeichnet, in denen das Flehmen als typisches Verhaltenselement angesehen werden kann. Dabei wird der Versuch gemacht, Regelmäßigkeiten zu fixieren.

Die Beobachtungen, die hier mitgeteilt werden, stellen protokollarische Auszüge dar. Als Beobachtungsobjekte wurden Equiden, Tapire, Bisons und Schafe in Gefangenschaft sowie freilebendes Rehwild ausgewählt.

Protokoll vom 12. 3. 1965

Paarungsverhalten eines Shetland-Pony
(*Equus caballus*)

Die Herde besteht aus vier Stuten und einem Hengst.
Zwei der Stuten sind noch nicht voll geschlechtsreif.
Von den beiden älteren Stuten befindet sich eine im Stadium der fortgeschrittenen Rosse (Hochrosse).

- 9.00 h Die vier Stuten werden aus dem Stall in das Freigehege entlassen. Der Hengst folgt wenig später.
- 9.03 h Der Hengst galoppiert durch das Gehege und wendet sich
- 9.05 h den Stuten zu, die er umkreist. Naso-nasal beriechend begrüßt er eine junge Stute.
Eine ältere, rossige Stute, zeigt sich, wie am Vortag, stark unruhig und ist in dauernder Bewegung. Die Vulva ist gerötet, und der Schwanz ist schwach abgehoben.
- 9.07 h Die rossige Stute setzt unter "Blitzen" Harn ab. Das rhythmische Öffnen und Schließen der Labien erfolgt 11-mal. Dabei wird gelblich-weißes Sekret ausgepreßt.
- 9.15 h Die Jungstute, die der Hengst immer wieder naso-nasal beschnuppert, wird nun am Widerrist beknabbert. Sie wendet sich um und steht nun mit der Hinterseite vor dem Hengst. Er beriecht nasogenital, wobei die Stute nach vorne ausweicht und er zögernd folgt.
- 9.17 h Nach wiederholten Versuchen des naso-genitalen Beriechens schlägt die Stute mit den Hinterbeinen aus und trifft den Hengst vor der Brust. Der Hengst dreht schnaubend ab und knabbert an der Futterraufe. Er steht ca. 10 m von der rossigen Stute entfernt.
- 9.20 h Die rossige Stute setzt in einem kräftigen Strahl laut platschend Harn ab, der Hengst wendet sich ihr zu, steht aber noch still.

Die Stute entfernt sich von der Harnstelle, und der Hengst zieht hin. Er beriecht eine ältere Harnstelle der gleichen Stute und flehmt einmal maximal. Er zieht weiter und beriecht die frische Harnlache und flehmt in typischer Weise intensiv 12 sec, dann nochmals 9 sec.

- 9.24 h Der Hengst folgt langsam der weitergezogenen Stute, die sich dann seitwärts an ihn herandrängt; er reibt seinen Kopf an ihrer Kruppe und legt ihn auf. Die Stute hält still. Die Hinterbeine sind leicht gekrätscht, und der Schwanz ist von der Vulva abgehoben.

Der Hengst beriecht nun genital, die Stute schlägt den Schwanz zur Seite und duldet die Kontrolle.

Der Hengst flehmt nur einmal 16 sec, erigiert den Penis, wendet sich schräg hinter die Stute und reitet auf die sich ihm entgegenstemmende Stute auf. Die Stute sinkt mit dem Hinterteil schwach ein und harnt. Der Hengst gleitet seitlich von der Stute ab.

- 9.28 h Die Stute geht einige Schritte weiter. Der Hengst beriecht die Harnstelle nicht. Er folgt ihr und beriecht sie wieder naso-genital und flehmt 14 sec intensiv. Er bespringt sofort wieder die breitbeinig stehende Stute und führt nun unter Friktionen den voll erigierten Penis ein. Die Stute hält den Kopf etwas gesenkt und drückt nach hinten.

- 9.31 h Der Hengst steigt ab und steht seitlich hinter der Stute, welche nun aus der Vulva schleimige Flüssigkeit auspreßt, die der Hengst beriecht und daraufhin 6 sec schwach flehmt.

- 9.33 h Hengst und Stute entfernen sich voneinander.

Der Deckakt konnte in etwa gleichem Ablauf, aber mit verkürztem Vorspiel, an diesen Tage noch 4-mal beobachtet werden.

Protokoll vom 30. 7. 1965

Verhalten eines Steinesels
(*Equus asinus*)

Der Hengst war für 3 Wochen zu Versuchszwecken von den Stuten abgetrennt und wurde nun wieder zu der Herde gelassen.

- 14.00 h Der Hengst stürzt sich sofort auf eine Stute, die am 13. 7. geföhlt hatte, und beißt sie in den Widerrist und in die Flanken. Die Stute versucht den Hengst abzuschütteln und läuft mit dem sich verbissenen Hengst im Gehege herum. Sie kann sich nicht befreien.
- 14.07 h Die Stute ist frei und drückt sich an den Gatterzaun und reibt das Fell.
- 14.12 h Der Hengst bedrängt die Stute wieder, diese schlägt nun mit den Hinterbeinen aus, ohne den Hengst zu treffen, und harnt. Der Hengst läßt von der Stute ab und beriecht die Harnlache. Er flehmt 5-mal hintereinander, 15 sec, 12 sec, 4 sec, 6 sec und 4 sec. Die Stute ist weitergezogen.
- 14.18 h Der Hengst verfolgt die Stute, diese läuft dem Hengst, der Schaum vor den Lippen hat, davon.
- 14.20 h Der Hengst beriecht einen Kothaufen, der von einer anderen Stute stammt, zuckt dabei nur kurz mit der Oberlippe, scharrt und harnt auf den Kothaufen.
- 14.25 h Der Hengst treibt die gleiche Stute wieder, ergreift sie mit den Zähnen und verbeißt sich und setzt mit der davonlaufenden Stute die Jagd fort. Die Stute blutet leicht an der Kruppe. Sie wird frei, und der Hengst wendet sich ab.
- 14.35 h Die Stute steht schweratmend und mit zitternden Flanken. Der Hengst nähert sich und beriecht die Stute genital, er flehmt 12 sec und versucht mit minimal erigiertem Penis aufzureiten. Die Stute dreht sich seitlich ab. Der Hengst beißt sie in die Vorderbeine, und die Stute entgeht dem durch Weglaufen.

14.40 h Der Hengst wendet sich ab und kümmert sich nicht mehr um die Stute.

Protokoll vom 2. 5. 1965

Paarungsverhalten eines Schabrackentapirs
(*Tapirus indicus*)

Ein weiblicher Tapir und ein Jungtier befinden sich im Gehege; das männliche Tier, das über die Mittagszeit abgesperrt war, kommt wieder in das Gehege.

- 13.40 h Das Männchen interessiert sich für das Gehege und rüsselt an verschiedenen, durch nichts auffällig erscheinenden Stellen, wahrscheinlich aber älteren Harnplätzen; dabei flehmt es einigemale kurz (4 sec, 6 sec).
- 13.57 h Das sich nähernde Jungtier wird vom Männchen durch Rüsselschlenkern verjagt und flüchtet zum Weibchen. Das Männchen verfolgt das Jungtier und bleibt dann beim Weibchen stehen. Beide berüsseln sich naso-nasal. Das Männchen tastet sich mit dem Rüssel seitlich bis an die Genitalregion des Weibchens und beriecht diese.
- 13.59 h Das Weibchen verspritzt Harn und läuft davon, verfolgt vom Männchen.
- 14.05 h Beide Tiere stehen seitenverkehrt parallel beieinander und drehen sich unter gegenseitigem Schnappen.
- 14.07 h Das Männchen beriecht das Weibchen genital und flehmt 12 sec. Das Männchen richtet sich auf und zeigt Intention zum Aufreiten. Das Weibchen entweicht.
- 14.10 h Das Männchen kommt von hinten an das Weibchen heran und reitet auf das feststehende Weibchen erektionslos auf. Das Weibchen dreht sich, und das Männchen rutscht seitlich ab.
- 14.15 h Das Jungtier wird berochen naso-nasal, das Männchen flehmt nicht.

- 14.20 h Das Weibchen verjagt das Jungtier und harnt.
Das Männchen beriecht die Harnstelle und flehmt
19 sec; das Männchen erigiert und läuft mit
schlaff zwischen den Hinterbeinen und fast bis
zum Bodenreichenden Penis umher.
- 14.25 h Das sich nähernde Weibchen steht nun quer vor
dem Männchen; dieses berüsselt die Vulva und
flehmt kurz.
- 14.26 h Das Männchen reitet auf das Weibchen ruckartig
auf. Der Penis strafft sich und schlägt gegen
die Vulva. Nach einigen pendelnden Ausschlägen
wird der Penis eingeführt.
- 14.27 h Das Männchen rutscht ab, und der Deckakt ist
beendet.
Das Weibchen preßt eine trübe, milchig-weiße
Flüssigkeit aus, die von beiden berochen wird,
worauf nur das Weibchen kurz flehmt.

In den folgenden Stunden wurden noch zwei Deckakte beobachtet, in denen das Flehmen immer Bestandteil des ablaufenden Verhaltens war.

Protokoll vom 31. 7. 1964

Parungsverhalten des amerikanischen Bisons
(*Bison americanus*)

Die Bisonherde befindet sich in der Freianlage. Der Bulle folgt seit zwei Tagen einer brünstigen Kuh, die er bereits mehrere Male zu bespringen versuchte.

- 13.02 h Der Bulle liegt ruhend neben einer brünstigen Kuh,
die ruhig steht und wiederkäut.
- 13.20 h Die Kuh entfernt sich langsam, der Bulle steht
ruckartig auf und folgt der Kuh, die Kot absetzt.

Der Bulle beriecht den Kot mit tiefer Nase, ohne zu flehmen. Beide Tiere stehen seitenverkehrt zueinander ("Hüten").

- 13.26 h Der Bulle stößt die Kuh in die Flanken, anschließend beleckt er die Flanken. Kein Flehmen.
- 13.30 h Eine junge Kuh nähert sich, sie wird von der älteren, brünstigen durch einen Hornstoß verjagt.
- 13.35 h Die brünstige Kuh hebt den Schwanz und harnt. Der Bulle senkt den Kopf und beriecht die Harnstelle unter intensivem Flehmen. Der Bulle setzt ebenfalls Harn ab, der von der Kuh nicht berochen wird. Beide Tiere stehen weiter parallel nebeneinander, Kopfpol zu Analpol. Der Bulle kontrolliert nun naso-genital die Kuh und flehmt mehrmals maximal.
- 13.37 h Der Bulle umgeht die Kuh, streicht mit dem Unterkiefer über die Kruppe und zeigt Intention zum Aufreiten. Die Kuh geht einige Schritte weiter. Der Bulle folgt der Kuh, bis sie stehen bleibt.
- 13.41 h Der Bulle beleckt und beriecht die Kuh genital, er flehmt kurz. Die Kuh setzt wenig Harn ab; der Bulle erigiert und reitet auf. Die Kuh bricht mit der Hinterhand unter dem Aufprall ein. Der Bulle führt ohne Friktionen ein.
- 13.43 h Der Bulle springt ab; aus der Vulva der Kuh tritt etwas gelbliche Spermaflüssigkeit aus. Flehmen wird nicht mehr beobachtet.

Anschließend entfernen sich beide Tiere voneinander.

Um 16,00 h stehen die Tiere wieder beieinander. Das Flehmen wird bei weiteren genitalen Kontrollen wieder geäußert.

Ein weiterer Sprung wird an diesem Tag nicht mehr beobachtet.

Protokoll vom 28. 9. 1964

Paarungsverhalten des Schafes
(Skudde)

Die Herde besteht aus einigen Böcken verschiedenen Alters, mehreren Schafen und Jungtieren. Ein alter Bock, der im Laufe des Vormittags auffallend immer wieder Schafe verfolgte und anal-genital berochen hatte, verhält nun seit einiger Zeit bei einem Schaf, das durch die Rötung und Schwellung der Vulva sowie Schleimausfluß deutlich Brunstsymptome zeigt.

- 11.30 h Der Bock schlägt mit dem linken Vorderlauf auf den Boden und stupst das Schaf in die Flanken. Diese wendet sich ab; verfolgt vom Bock, der mit gesenkter Nase es genital beriecht. Das Vor- und Zurückziehen der Zunge ("Faungesicht") wird vom Flehmen abgelöst. Der Bock hat Schaum vor dem Maul und leckt sich häufig über die Lippen. Er flehmt noch 3-mal hintereinander.
- 11.35 h Der Bock treibt das Schaf quer durch die Herde, die in Bewegung gerät und nach allen Richtungen auseinander flüchtet. Der Bock beriecht ein anderes Schaf, flehmt nicht.
- 11.39 h Das brünstige Schaf nähert sich dem Bock und lehnt sich seitlich an ihn.
- 11.41 h Das Schaf harnt, der Bock beriecht die Harnstelle nicht, beleckt aber die Vulva des Schafes, das wiederum Harn absetzt. In den Harnstrahl hält er seine Nase und flehmt. Der Bock beriecht das Schaf nochmals genital und flehmt maximal. Er treibt das Schaf von den anderen Tieren weg.
- 11.50 h Das Schaf steht ca. 10 m von der Herde weg und hält den Kopf gesenkt. Der Bock nähert sich, kontrolliert genital und flehmt intensiv. Das Schaf harnt, der Bock hält die Nase nochmals in den Harnstrom und flehmt; er leckt an den Genitalien des Schafes unter schnalzenden Lauten.

Er springt auf, dann erst wird der Penis erigiert.
Mit wenigen Stößen vollzieht der Bock den Koitus.

Protokoll vom 29. 7. 1967

Paarungsverhalten eines Rehbocks
(*Capreolus capreolus*)

Von einem Hochsitz aus wurden mit dem Fernglas auf eine Distanz von ca. 50 - 70 m ein ungefähr 5-jähriger Rehbock und eine Geiß während der Brunst ("Brunft") erfaßt.

- 19.49 h Eine nichtführende Geiß (Schmalreh) äst auf einem Kläefeld.
- 19.52 h Das Reh legt sich in einer kleinen Senke nieder, so daß nur der braune Rücken noch zu sehen ist.
- 20.11 h Aus einem angrenzenden Waldstück schiebt sich vorsichtig mit tiefer Nase ein Bock auf das Feld. Er wirft den Kopf auf und wittert.
- 20.13 h Der Bock nähert sich langsam dem nun aufmerksam gewordenen Schmalreh, welches sich erhoben hat. Er bleibt 10 m vor dem weiblichen Tier stehen. Das Schmalreh dreht sich mit einem Satz und flieht 20 m. Es bleibt stehen und blickt frontal zum Bock zurück, der nun mit tiefer Nase nach-eilt und direkt vor dem Schmalreh stehen bleibt. Er beriecht es naso-nasal. Kein Flehmen.
- 20.14 h Das Schmalreh läuft weg, der Bock folgt in einem Halbkreis. Die beiden Tiere befinden sich ca. 100 m vom Beobachtungspunkt entfernt.
- 20.23 h Das Schmalreh kommt wieder näher, bleibt stehen und blickt rückwärts. Der Bock holt auf und beriecht das Schmalreh genital. Er flehmt 2-mal hintereinander.
- 20.24 h Er beriecht das Schmalreh genital, flehmt intensiv, beleckt es genital und flehmt wiederum.
- 20.25 h Das Schmalreh flieht in einem Bogen, verfolgt vom Bock ("Kreisen").

- 20.27 h Das Schmalreh steht, setzt Harn ab. Der folgende Bock prüft die Harnstelle und flehmt. Der Bock harnt ebenfalls.
- 20.28 h Der Bock springt auf und beschlägt das weibliche Tier.

Die Ausschnitte aus den Protokollen werden so gewählt, daß hauptsächlich die Situationen wiedergegeben werden, die die olfaktorischen Kontrollen der weiblichen Tiere sowie der Harn- und Kotstellen beinhalten und die das Flehmen zeigen. Andere Details des Paarungsverhaltens wie Lautäußerungen und Bewegungsabläufe werden bei der auszugsmäßigen Wiedergabe vernachlässigt.

Diskussion

Bei den Beobachtungen an den ausgewählten Ungulaten zeigt sich, daß vorzugsweise beim direkten genital-analen Beriechen des Sexualpartners und bei der indirekten Kontrolle des Territoriums an Harnstellen geflehmt wird. Das Beriechen von Kotstellen führt in den wenigsten Fällen zum Flehmen. Das Beriechen von Kotstellen bewirkt z. B. bei den Equiden markieren mit Harn.

Das naso-nasale Kontrollieren bewirkt in keinem Fall das Flehmen und kann als Ausdruck der Begrüßung (Grzimek 1943) gewertet werden, mit dem Ziel, sozialen Kontakt zu einem anderen Individuum einzuleiten. Das Beriechen und Beknabbern der Kopf-, Hals- und Schulterpartien steht im Dienst der sozialen Beziehungen und trägt primär asexuellen Charakter.

Die naso-nasale Kontaktaufnahme, wie sie bei den Equiden, Nashörnern, Tapiren und den meisten Paarhufern primär

gepflegt wird, kann bei bereits stark sexuell erregten männlichen Tieren übersprungen und sogleich durch genitales Prüfen des Geschlechtspartners ersetzt werden. Dabei wird auf diese olfaktorischen Kontrollen mit dem Flehmen reagiert. Es wird eindeutig erkennbar, daß der Kopfpol für die soziale und der Analpol für die sexuelle Begegnung "besondere Valenzen" (Schloeth 1956) aufweist. Das genitale Beriechen des Artgenossen hat nun bei den Ungulaten im Gegensatz zur olfaktorischen Prüfung der vorderen Körperregion, die die kommunikative Stimmungslage des berochenen Tieres erkunden soll, zweifelsohne sexuelle Relevanz. Bei Caniden stellt das anale Beriechen dagegen auch eine Form der Begrüßung dar (Schenkel 1947).

Das Flehmen ist bei den Ungulaten das ganze Jahr über zu beobachten, allerdings in wechselnder Häufigkeit.

Bei poly-östrischen Tieren, bei denen sich der Brunstzustand bei Ausbleiben einer Gravidität in relativ kurzen Zeiträumen wiederholt - das Schaf hat z. B. einen 17-tägigen Brunstzyklus -, ist das Flehmen ungleich häufiger zu beobachten als bei den mon-östrischen Tieren, die im Jahr nur eine Brunstperiode haben (z. B. Cerviden).

Bei den Cerviden wird das Flehmen fast nur während der Brunstperiode geäußert, wie sich aus Zoo- und Freilandbeobachtungen ergibt. Dabei flehmt der Rehbock bei der indirekten Kontrolle nur, wenn der berochene Harn von einem weiblichen Tier stammt (Kurt 1968). In Freiheit gibt es für den Bock außerhalb der Brunstzeit in geringem Maß Situationen, in denen er mit den weiblichen Tieren und deren duftträchtigen Ausscheidungen in intensiveren Kontakt gerät, als dies bei der Gehegehaltung der Fall ist. Die intraspezifischen Beziehungen werden gerade während der Brunst viel enger als in sexuell indifferenter Zeit,

was besonders durch die Tolerierung der Unterschreitung der Individualdistanz und den dadurch möglichen intensiven Körperkontakt zum Ausdruck kommt. Das Flehmen ermöglicht eine Retardierung der Abläufe des sexuellen Geschehens und ist besonders bei den stark und gewaltsam treibenden Tieren, wie Esel, Grevy-Zebbras (Zeeb u. Kleinschmidt 1963) sowie bei den Tapiren (v. Richter 1965) für die bedrängten Weibchen ein Schutz.

Vom Körper der brünstigen Weibchen geht sicherlich ein für diesen Zustand spezifischer Geruch, der durch Hautausdünstung (normaler Hautduft besteht aus mindestens 10 Fettsäuren), spezifischen Genitalabsonderungen und sexuell wirksamen Stoffen im Harn zustande kommt. Es ist ja bekannt, daß bei anderen Tierarten bestimmte physiologische Zustände, wie z. B. Angst, den Artgenossen durch die Absonderungen von Duftstoffen mitgeteilt werden (v. Frisch 1941, Müller-Velten 1965).

Die intensive Geruchsausstrahlung des weiblichen Genitales und das oft erfolgende, häufig sogar rhythmische Harnabsetzen führen zum Flehmen und wirken auf die männlichen Tiere sexuell aufreizend unter Stimulierung der Geschlechtslust. Diese sexuell wirksamen Duftstoffe ("Brunststoff") sollen, unter Umständen potenziert von den Duftstoffen aus bestimmten Duftdrüsen, der Anlockung und dem Auffinden des Sexualpartners dienen, was besonders in der freien Wildbahn bei solitär-lebenden Tieren biologisch sinnvoll ist (Schmaltz 1921).

Der Nachweis sexuell bedeutsamer Duftstoffe bei Säugern wurde von le Magnen (1950, 1951, 1952), Beach u. Gilmore (1949), Dieterlein (1959) und Schultze-Westrum (1965) erbracht.

Heck (1965) bemerkt, daß freilebende "Brunfthirsche" den intensiven Geruch weiblicher Tiere auf größere Entfernungen wahrnehmen und als Anlaß zum Flehmen nehmen.

Dieser Befund deckt sich exakt mit jenem, der hier gemacht wird, daß nämlich auch bei gefangen gehaltenen Tieren die Männchen in der Lage sind, auf olfaktorischem Wege durch Kontrolle der Genitalien und der Harnstellen die brünstigen Weibchen auszusondern.

Die erste olfaktorisch vermittelte Information ergibt sich durch das Riechen und Flehmen an den Harnstellen, da das genitale Beriechen der Weibchen noch von diesen durch Flucht oder massive Abwehr vereitelt wird. Erst mit Eintritt in die Brunst erfolgt die Verminderung der Individualdistanz.

Die eingehende olfaktorische Prüfung der Kotstellen führt kaum zum Flehmen und ist meist mit Abläufen aus dem Markierungsverhalten gekoppelt. Die Begegnung über diese olfaktorischen Marken hat rein sozialen Charakter. Offensichtlich ist aber, daß die Equidenhengste in der Lage sind, geruchlich zu erkennen, ob der Kot von einer Stute oder von einem anderen Hengst stammt. Das häufig geübte, demonstrative Aufsuchen von Stutenkot führt zur Harnmarkierung durch den Hengst, während abgesetzter Hengstkot eine placierte Kotabgabe bewirkt. Die Unterscheidung der Defäkationsplätze macht deutlich, daß dem Kot geschlechtsspezifische Duftstoffe anhaften müssen, die aber für die brunstphysiologische Differenzierung wenig Bedeutung haben. Die Abscheidungen führen auch zu einer Erregung der männlichen Tiere und stimulieren die ritualisierte Markierung. Diese Ritualisierung führt zu einer indirekten Kommunikation. Der Equidenhengst wird, zwar selten, durch den Geruch des eigenen Harns, mit dem er die Kotstellen markiert hat, zum Flehmen angeregt.

Weniger selten ist das Flehmen auf Beriechen von Kotstellen bei den Tylopoden; dabei muß aber berücksichtigt werden, daß bei ihnen, ähnlich wie bei Antilopen (Walther 1963), die Miktion und Defäkation vielfach gekoppelt ist. Dabei wird der Kot der Weibchen beim Harnen, entsprechend der Lage der Körperöffnungen, direkt vom abgesetzten Harn durchtränkt. Es ist daher naheliegend, daß das häufigere Flehmen an Kotstellen ebenfalls durch den Geruch des Harns bedingt ist. Beim Tapir und Nashorn, die den Kot in einem Kotzeremoniell (v. Richter 1965) lokalisiert abgeben, wird auf das Beriechen des Kotes kaum geflehmt. Bei den Unpaarhufern ist die olfaktorische Valenz des Kotes für das Flehmen noch untergeordneter.

Bedeutender als den Geruch hält Schloeth (1958) die Gestaltsveränderung bei der Kotabgabe, in der Erfüllung einer optischen Funktion.

Anders als bei den Equiden und Rhinocerotidae, die sofort mit ihrem Sexualpartner in Kontakt treten, erfolgt die primäre Kontaktaufnahme beim Tapir auf dem Umweg über die Prüfung der indirekten Merkmale des Partners im Territorium, eine Verhaltenseigenschaft, die ihre Erklärung darin findet, daß die Tapire außerhalb der Brunst streng solitär leben. Das Anbringen der Harnmarken dient der Information unter den Artgenossen und stellt eine "Manifestation der Präsenz" (Schenkel 1966) dar. Dabei wird eben beim Beriechen dieser Harnmarken sehr häufig, wenn auch außerhalb der Brunst nicht unbedingt, geflehmt.

Das Prüfen der Kotstellen, vielleicht auch der Harnstellen, äußert außerhalb der Brunst zunächst nur das Bestreben, Kontakt aufzunehmen und soziale Handlungen einzuleiten; das Bestreben zu sexueller Betätigung steht noch im Hintergrund. Einen Bedeutungswechsel erfährt die indirekte Kontrolle der Harnstellen dann, wenn das Beriechen darauf abzielt, eine Information über den Brunstzustand

des weiblichen Tieres zu erlangen. Bei den Männchen äußert sich dies darin, daß zu Beginn der Brunst die Harnstellen häufiger aufgesucht und berochen werden, wobei nun auch vermehrt mit Flehmen reagiert wird. Auf die indirekte Kontrolle folgt dann der Versuch der direkten.

Das Stadium der beginnenden Brunst äußert sich durch vermehrte Harnabgabe, bei den Unpaarhufern durch das sogenannte "Blitzen".

Die vermehrte Harnabgabe, ein Zeichen hochgradiger Erregungsabläufe, bedingt eine zunehmende olfaktorische Kontrolle der Harnmarken, die eine Steigerung der Häufigkeit des Flehmens herbeiführt.

In dieser ersten Kontaktphase (Walther 1960) kann das männliche Tier geruchlich ein brünstiges Weibchen erkennen; dabei versucht das Männchen bereits die Individualdistanz zu unterschreiten. Das Flehmen auf genitale Kontrollen nimmt zu, wobei der Grad der Brunst nun direkt ermittelt wird. Durch taktile Reize, wie Lecken an der Vulva, wird das Absetzen des Harns und die Sekretion der Genitalien gefördert. Die Harnstellen und gelungenes genitales Beriechen sind nun stets Anlässe, die zum Flehmen führen.

Die männlichen Tiere halten sich nun in geringerer Entfernung zu den Weibchen, verfolgen diese und verstärken die genitalen Kontrollen. Nimmt die Paarungsbereitschaft zu und wird die Unterschreitung der Individualdistanz generell geduldet - das Miteinandergehen in verringertem Abstand ist ein eindeutiges Brunstsymptom (Hediger 1954) -, dann erhält das Männchen über diesen Zustand olfaktorisch Aufschluß.

Beriecht dann ein bereits stimuliertes Männchen ein nicht brünstiges Weibchen, so kann das Flehmen ausfallen. Die

Annahme, daß der Ausfall durch das Fehlen brunstsymptomatischer Duftstoffe begründet ist und somit eine exaktere olfaktorische Prüfung wegfallen kann, da ja keine positive Information über den Brunstzustand vermittelt werden kann, läßt sich dadurch stützen.

Der Höhepunkt der Brunst, bei den Ungulaten nur wenige Tage dauernd, beinhaltet verstärkt genitale Kontrollen mit Aufreitversuchen. Kennzeichnend ist auch, daß das genitale Beriechen nun von den weiblichen Tieren provoziert wird.

Beim Tapir und Bison erfolgen naso-genitale Kontrollen auch von seiten der Weibchen, besonders wenn sie in Hütstellung (Schloeth 1961) nebeneinander stehen; dabei äußern auch die Weibchen die Flehmgebärde. Nicht selten sind solche von den Weibchen vorgenommenen genitalen Kontrollen bei den Schaf- und Ziegenartigen. Diese wechselseitigen olfaktorischen Prüfungen der Genitalgegend sind beim Dibatag (*Ammodorcas clakei*) zu einem regelrechten Zeremoniel fixiert (Walther 1963), wobei sich beide Geschlechter alternierend genital beriechen, dann harnen und durch den fließenden Harn zum Flehmen anregen lassen. Eine ähnliche Situation wird beim Bison beschrieben (vgl. Seite 17).

Bei den Equiden findet sich während des Paarungsvorspiels die Flehmgebärde bei den Stuten nicht, ebenso führen sie beim Hengst keine genitalen Kontrollen durch, noch zeigen sie besonderes Interesse für die Harnstellen.

Ist die Brunst auf dem Höhepunkt, so erfolgt regelmäßig vor dem Aufreiten noch eine genitale Kontrolle, in den meisten Fällen verbunden mit dem Flehmen. Diese direkte Beziehung zur Paarung, wie sie von Schneider (1936), Antonius (1937), Trumler (1958) und Zeeb (1958) für die *Perissodactyla* angegeben wird, konnte v. Richter (1965)

beim Tapir nicht bestätigen. Auch beim Tapir ist es aber doch sehr häufig, daß das Treiben durch das Flehmen unterbrochen und daß vor dem Sprung nach einer genitalen Kontrolle geflehmt wird. Das Flehmen ist daher meiner Ansicht nach auch im Paarungsverhalten des Tapirs zu inventarisieren.

Ebenfalls sehr häufig wird im Paarungsgeschehen der beobachteten Artiodactyla geflehmt.

Überaus häufig flehmen Schafböcke während des Treibens und vor dem Sprung. Hier ist weiterhin auffallend, daß besonders die älteren Tiere öfter flehmen als die jüngeren, die ungeduldiger sind und den Sprung als "evidentes Zeichen der Geschlechtslust" (Büchlmann 1950) nicht früh genug erwarten können. Ein Verhalten, das sich auch bei Rindern findet.

Die Geruchsstoffe, die das Flehmen bewirken, führen auch zu einer Erregungssteigerung, dokumentiert durch die Auslösung der Erektion. Diese Brunststoffe werden wahrscheinlich nur während der Brunst als Indikatoren der Paarungsbereitschaft ausgeschieden, wobei ungewiß ist, ob dabei quantitative oder qualitative Unterschiede bestehen. Sie werden durch das Flehmen in Korrelation mit einem olfaktorisch empfindlichen Sinnesorgan identifiziert.

Nach Beendigung des Deckaktes zeigen Esel- und Shetland-Ponyhengst, wie dies auch beim Island-Pony (Zeeb 1958) und Tapir der Fall ist, manchmal beim Beriechen des ausfließenden Ejakulats die Flehmgebärde. Das nach der Kopula ausfließende Sperma bewirkt auch beim Weibchen das Flehmen, ebenso wie das vom weiblichen Tapir nach der Kopula vorgenommene Berüsseln des männlichen Genitales zum Flehmen führen kann (Schneider 1936, v. Richter 1965). Ähnliches berichtet Lang (1961) vom Nashorn.

Quantitativ ist das Flehmen bei den weiblichen Tieren nicht so häufig zu beobachten wie bei den Männchen (Antonius 1937, Pilters 1956, Haas 1959, Walther 1963, v. Richter 1965). Obwohl das Flehmen nicht geschlechtsspezifisch ist, tritt es bei den Weibchen aber bedeutend schwächer auf.

Bei Rehgeißen (Kurt 1968) wurde das Flehmen nie beobachtet, obwohl sie den Harn anderer weiblicher Tiere kontrollieren; ebenso sollen nach Dagg (1958) die Giraffenweibchen nie, nach Backhaus (1961) nur - was der Autor bestätigen kann - selten die Flehmgebärde zeigen. Walther (1960) und Backhaus (1958) bemerken, daß das Flehmen von den weiblichen Okapis und weiblichen Giraffengazellen (*Lithocranius walleri*) nicht gezeigt wird.

Eine häufig auftretende Flehmsituation bei weiblichen Tieren ergibt sich, wenn nach einer abgeschlossenen Geburt das noch nasse Jungtier abgeleckt wird. Bei vier Schaf- und einer Wasserbüffelgeburt konnte in drei Fällen das Flehmen beobachtet werden.

Das Beriechen der Geburtsausscheidungen und das Beknabbern bzw. Fressen der Nachgeburt regen weibliche Tiere noch längere Zeit nach der Geburt zum Flehmen an. Pilters-Gauthier (1959) berichtet, daß eine Dromedarstute beim Beriechen des ersten Harns ihres Fohlens flehmte.

Der schwach riechende Harn eines eintägigen Esselfohlens bewirkte bei der Mutter, nicht aber bei anderen Artgenossen das Flehmen. Die mit Fruchtwasser imprägnierten Stellen von einer Schafgeburt führen auch bei den Böcken zur Äußerung der Gebärde. Lang (1961) weist auch auf das Flehmen beim Nashorn aufgrund des Beriechens von Geburtsausscheidungen hin. Von einem flehmenden Tapir, der ein in den Wehen liegendes Weibchen genital berochen hat, berichtet Kirchshofer (1963).

Das überraschende Flehmen einer Togopony-Stute, bewirkt durch das Saugen eines Fohlens, gibt Antonius (1937) an. Bereits Schneider (1930) berichtet, daß das Flehmen nicht nur durch olfaktorische Auslöser geäußert werden kann. Backhaus (1958) bemerkt nur, daß beim Großen KUDU (*Tragelaphus strepsiceros*) das Flehmen nicht nur durch den Harn oder bestimmten darin enthaltenen Duftstoffen ausgelöst wird. Auf welche Reize hin dann, verschweigt er.

Bei einer von Koliken geplagten Haflinger-Stute wurde vom Autor während des Wälzens auf dem Boden immer wieder die Flehmgebärde beobachtet. Das Flehmen soll dabei so regelmäßig auftreten, daß es diagnostischen Wert besitzt (mündliche Mitteilung des Tierarztes Dr. Froelich).

Bei bestimmten Hautreizen, wie sie bei lockergesattelten Reitpferden beim Verrutschen des Sattels auftreten, tritt das Flehmen auf. Antonius (1947) erwähnt das Flehmen bei einem temperamentvollen Onagerhengst, der an der Schwanzwurzel gekrault wurde. Der Hengst wurde sofort friedlich, wie überhaupt scheue Tiere durch Hautpflege-maßnahmen beruhigt werden können.

Bei diesen Anlässen zum Flehmen liegt absolut keine Bindung an olfaktorische Auslöser vor, sondern es handelt sich hier um Reflexbewegungen bei taktiler Reizung bestimmter Körperstellen. Das Flehmen ist hier als ein Zeichen des Wohlfühlens aufzufassen.

II. Experimenteller Teil

A. Das Flehmen bei adulten Tieren

Äußerst interessant wäre es gewesen, Riechschwellenwerte, d. h. die Werte der Konzentrationen von Duftstoffen exakt zu ermitteln, die eben noch das Flehmen bewirken.

Neuhaus (1953) benutzte zur Bestimmung der Riechstoffkonzentration ein von ihm entwickeltes Strömungsokfaktometer. Mit einer solch komplizierten und leicht demolierbaren Apparatur kann aber bei den Huftieren, sowohl für die Apparatur als auch für den Experimentator, nicht gefahrlos operiert werden. Dazu kommen noch hemmend die ungünstigen räumlichen Verhältnisse. Ein derartiges Unterfangen ist also schon von vornherein zum Scheitern verurteilt.

Auch arbeiteten Heitzenroeder (1913) und Neuhaus (1953, 1954, 1955, 1957) beim Hund vorwiegend mit chemisch definierten Riechstoffen, während es sich bei der Auslösung des Flehmens um biologisch bedeutsame Duftstoffgemische handelt.

Die beim Menschen differenzierbaren Schwellenbegriffe, Reizschwelle, Wahrnehmungs- und Erkennungsschwelle (Zwaardemaker 1910, Henning 1924) lassen sich bei Tieren nur schwer auseinanderhalten.

Hier ist es angebracht, allgemein von einer Riechschwelle zu sprechen, wobei man hierunter jene Konzentration versteht, bei der ein Duft eben noch bemerkbar ist (Gruch 1957, Neuhaus 1953, Schwarz 1955).

Neutraler ist der Begriff der Affektschwelle, d. h. der Schwellenwert, der olfaktorisch das Interesse eines Tieres erweckt und dies durch Spontanreaktionen indiziert. Die Affektschwelle ist der Grad für das erkennbare Wirken eines olfaktorischen Auslösers. Der Wert der Affektschwelle liegt meist höher als der der Riechschwelle und kann auf die Reaktionsfähigkeit eines Tieres auf biologisch relevante Duftstoffe in bestimmten Funktionskreisen beschränkt werden. Die Affektschwellen von Duftstoffgemischen sind je nach der Kombination der einzelnen Komponenten verschieden (Neuhaus 1956). In den verschiedenen Lebensphasen treten sicherlich auch hormonal bedingte Sensibilitätsunterschiede auf (Jerome 1942).

Die Bestimmung der Schwelle, die gerade noch das Flehmen bewirkt, und die als "Flehmschwelle" bezeichnet werden kann, wäre gewiß sehr aufschlußreich gewesen. Sie wird sicher höher liegen als die Reizschwelle, bei der nur ein indifferenter, diffuser Geruch wahrgenommen wird.

Sicherlich wird auch ein gravierender Unterschied zwischen der Wahrnehmungsschwelle, deren Wert bereits zum Flehmen führen kann, und der Erkennungsschwelle, die eine Information über den physiologischen Zustand vermittelt, bestehen. Vielleicht gelingt es auch hier, ähnlich wie es Neuhaus (1953, 1956) beim Hund durch Differenzdressur möglich war, durch eine geeignete Apparatur die beiden Schwellen voneinander zu scheiden. Hier kann nun nur der Versuch unternommen werden, durch adäquate olfaktorische Reize, d. h. durch die Darbietung von natürlichen Duftstoffgemischen wie Harn, Kot, Drüsensekreten und unnatürlichen biologisch fremden Düften die Tiere zu Reaktionen zu veranlassen, wobei eben das Flehmen als Indikator für die spezifische Reizsituation betrachtet wird.

Der Einfluß der Harnkonzentration auf die Auslösung des Flehmens

Die Konzentration des Harns ist direkt proportional der Dichte, welche wiederum von der ausgeschiedenen Wassermenge und der in ihr enthaltenen Gesamtmenge gelöster Substanzen abhängt (Longscher Koeffizient).

Alle Einflüsse physiologischer Art, z. B. die physiologischen Vorgänge in der Brunst, die die Gesamtkonzentration des Harns ändern, bewirken somit auch eine Änderung des spezifischen Gewichts.

Der Harn, der unter relativ konstanten Bedingungen - konstante Futter- und Wassersättigung - in zoologischen Gärten gehaltenen Tiere ist in Anpassung an diese Verhältnisse in seiner Zusammensetzung keinen größeren Schwankungen unterworfen (vgl. Kuhn 1960).

Die Dichte des für die Untersuchung verwendeten Pferdeharns (Shetland-Pony und Haflinger Pferd) wird mittels eines geeichten Urometers festgestellt; der p_H -Wert wird mit Spezialindikatorpapier "Merck" und Combur-Test-Streifen (Böhringer, Mannheim) ermittelt. Es wird der Harn von rossigen und nicht rossigen Stuten untersucht.

Normaler Pferdeharn hat ein durchschnittliches spezifisches Gewicht von 1040 (Witzigmann 1940). Die Dichte des aufgesammelten Harns von zwei Pony-Stuten und zwei Haflinger-Stuten schwankt zwischen 1025 und 1050; der Harn der rossigen Pony-Stuten zeigt Werte zwischen 1045 und 1060, der der rossigen Haflinger-Stuten zwischen 1050 und 1060.

Die untersuchten 93 Harnproben zeigen eine durchschnittliche Dichte von 1030 bis 1040. Die Werte ergeben sich aus insgesamt 56 Harnproben der Pony-Stuten und 37 der Haflinger-Stuten. Ebenso lassen sich Unterschiede zwischen dem Harn rossiger und nichtrossiger Stuten nachweisen. Der p_H -Wert bewegt sich zwischen 6,8 (schwach sauer) und 8,1 (alkalisch). Der Brunstharn männlicher Hirsche ist bedeutend saurer als der normale Harn. Bei den Stuten zeigt sich dagegen, daß der Rosseharn meist alkalischer ist als der normale.

Für das menschliche Geruchsvermögen ergeben sich keine auffälligen Unterschiede zwischen dem Harn rossiger und nichtrossiger Tiere, beide Male läßt sich ein angenehm aromatischer Geruch feststellen.

Der Pferdeharn, wie überhaupt der Einhuferharn, ist bereits beim Absetzen im Gegensatz zum Paarhuferharn durch den hohen Gehalt an Erdalkalicarbonaten, Phosphaten u. a. Substanzen getrübt. Beim Harn von rossigen Tieren nimmt die Trübung durch reichliche Schleimbeimengungen zu.

Die Farbe des Harns schwankt, ist aber meist bräunlich-gelb. Der Harn rossiger Stuten ist dunkler (dunkelgelb) als normaler. Die Intensität des Farbtons geht parallel der Konzentration.

Als Versuchstiere, denen die Harnproben verschiedener Konzentrationen vorgelegt werden, sind ein Shetland-Pony und ein Eselhengst ausgewählt worden.

Durch Verdünnung mit Aqua dest. - die Konzentration ist ja weitgehend abhängig von der Wassermenge - wird ein Konzentrationsgefälle erreicht.

Es soll geklärt werden, ob in den verschiedenen Intervallen der Dichte und somit der Konzentration des Harns die Tendenz zum Flehmen unterschiedlich ist.

Die Teste werden in einem Abstand von ca. 10 Minuten durchgeführt, um eine Ermüdung des Versuchstieres zu vermeiden. Es wird immer wieder frischer Harn verwendet, da bereits nach wenigen Tagen die bakterielle Zersetzung des Harns erfolgt. Mit Thymol als bakterizides Mittel kann nicht konserviert werden, da dieses Phenolderivat einen Eigengeruch besitzt. Die beiden Hengste werden von den Stuten isoliert gehalten; zur Kontrolle werden je 50 Proben geprüft, wenn sich die Hengste in der Herde befinden. Die dargebotene Probe besteht aus einem mit Harn getränkten Stück Filterpapier, das in eine Petrischale gelegt wird.

Versuchsreihe mit Harn nichtrossiger Stuten
Hengst isoliert

Dichte	Zahl der Versuche	Flehmen			Zahl der Erektionen
		positiv	negativ	positiv in %	
1010-1015	50	5	45	10	-
1015-1020	50	3	47	6	-
1020-1025	50	11	39	22	-
1025-1030	50	14	36	28	-
1030-1040 *	50	17	33	34	-

* normaler, unverdünnter Harn

Tabelle 1

Versuchsreihe mit Harn rossiger Stuten
Hengst isoliert

Dichte	Zahl der Versuche	Flehmen			Zahl der Erektionen
		positiv	negativ	positiv in %	
1010-1015	50	7	43	14	-
1015-1020	50	9	41	18	-
1020-1025	50	9	41	18	-
1025-1030	50	14	36	28	-
1030-1035	50	15	35	30	-
1035-1040	50	19	31	38	-
1040-1045	50	17	33	34	-
1045-1050	50	21	29	42	-
1050-1060 *	50	28	22	56	6

* unverdünnter, rossiger Harn

Tabelle 2

Kontrollversuche

Versuchsreihe mit Harn nichtrossiger Stuten
Hengst im Herdenverband

1010-1015	50	7	43	14	-
1015-1020	50	8	42	16	-
1020-1025	50	15	35	30	-
1025-1030	50	15	35	30	-
1030-1040 *	50	19	31	38	1

* unverdünnter, nichtrossiger Harn

Tabelle 3

Versuchsreihe mit Harn rossiger Stuten
Hengst im Herdenverband

Dichte	Zahl der Versuche	Flehmen		Zahl der Erektionen
		positiv	negativ	
		positiv	negativ	in %
1010-1015	50	6	44	12
1015-1020	50	7	43	14
1020-1025	50	17	33	34
1025-1030	50	19	31	38
1030-1035	50	23	27	46
1035-1040	50	21	29	42
1040-1045	50	24	26	48
1045-1050	50	36	14	72
1050-1060 *	50	31	19	62

* unverdünnter, rossiger Harn

Tabelle 4

Um zu testen, ob der Hengst zwischen dem Harn nichtrossiger und rossiger Stuten differenzieren kann, wird folgender Versuch durchgeführt:

Dem Hengst werden Proben des Harns rossiger und nichtrossiger Stuten nebeneinander angeboten. Dieser kann unbeeinflusst durch Beriechen einer der beiden Proben zum Ausdruck bringen, ob er einer der beiden Harn-"sorten" den Vorzug gibt.

Dieser Wahlversuch ergibt folgende Werte:

Dieser Wahlversuch ergibt folgende Werte:

	Häufigkeit des Berie- chens abs.	%	Zufalls- erwar- tung abs.	%	Confidenz- grenze	Flehen positiv
Beriechen von Rosseharn	126	60,5	104	50	53,4	70,9
					80	63,5
Beriechen von normalem Harn	82	39,5	104	50	31,2	49,3
					31	37,8

Tabelle 5

Da der zu erwartende Wert von 50 % außerhalb der Confidenzgrenzen (nach Weber 1961, Tafel 8) mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % liegt, ist die beobachtete Abweichung significant.

Diskussion

Anhand der Tabellen zeigt sich ganz deutlich, daß sowohl auf den unverdünnten Harn rossiger als auch nichtrossiger Stuten am häufigsten geflehmt wird, ganz gleich, ob der Hengst isoliert oder im Herdenverband gehalten wird (34 %, 56 %; 38 %, 62 %).

Es ergibt sich ferner, daß die Proben unverdünnten Harns rossiger Stuten in deutlich vermehrter Häufigkeit (Tabl. 2: 56 %) die Äußerung der Flehmgebärde bewirken, während der unverdünnte Harn nichtrossiger Stuten nur bei 34 % (Tab. 1) der Proben zum Flehmen führt.

Auffallend ist auch, daß der Hengst beim Beriechen des Harns, wenn er sich im Herdenverband befindet, weit häufiger flehmt, als wenn er isoliert ist (34 %: 38 %; 56 %: 62 %).

Hier wird einwandfrei eine Aktivierung des Hengstes durch die anwesenden Stuten nachgewiesen.

Mit zunehmender Verdünnung, d. h. abnehmender Konzentration des Harns nimmt in allen Versuchsreihen die Häufigkeit in der Auslösung des Flehmens ab.

Mit verdünntem Harn rossiger Stuten der Dichte-Intervalle 1035-1040 und 1040-1045 (Tab. 2 und 1) läßt sich die Flehmgebärde in fast genau der gleichen Häufigkeit wie mit unverdünntem Harn nichtrossiger Stuten des gleichen Intervalls auslösen (38 % / 34 % zu 34 %). Die Anwesenheit der Stuten bewirkt beim Hengst eine stärkere Bereitschaft zu flehmen, wie sich beim Vergleich der entsprechenden Intervalle in den Tab. 4 und 3 zeigt (42 % / 48 % zu 38 %).

Beim Vergleich der entsprechenden Intervalle niedrigerer Konzentration ergeben sich prozentual keine allzu großen Differenzen in der Häufigkeit des Flehmens, ein Zeichen, daß der Harn in gleicher Intensität getestet wird, wobei mangels adäquater Duftstoffe das Interesse des Tieres nicht sehr groß ist. Bei konzentriertem Harn, wie er im Harn rossiger Stuten vorliegt, nimmt die Häufigkeit des Flehmens zu.

Der Vergleich der Häufigkeit der Auslösung des Flehmens durch unverdünnten Harn nichtrossiger Stuten und dem rossiger Stuten (34 % zu 56 %) zeigt, daß während der Brunst bestimmte olfaktorisch wirksame Stoffe zur Abscheidung durch den Harn gelangen, die das häufigere Flehmen bewirken.

Daß diese "brunstanzeigenden" Stoffe erregungssteigernd wirken, äußert sich darin, daß das olfaktorische Prüfen des unveränderten Rosseharns in 6 bzw. 12 Fällen erektionsauslösend war. Derartige sexuelle Reaktionen werden beim Beriechen von Harn nicht brünstiger Tiere nur in einem Fall festgestellt.

Die Bedeutung von Geruchseindrücken für die Auslösung des Erektionsreflexes ist bekannt (Lambourne 1956). Auch der Gesichtssinn spielt für die Erektionsauslösung bei Hengsten und Bullen eine wesentliche Rolle (Kerruish 1955), die Steigerung erfolgt aber durch geruchliche Stimuli.

Das Ausstoßen des Penis nach dem Flehmen tritt auch bei wildlebenden Tieren häufig auf; dies wird auch von Backhaus (1958) bei Antilopen (*Kobus defassa ugandae*) bestätigt. Der Autor konnte die häufige Erektion des Penis mit Spermaabsonderung auch bei "Brunsthirschen" mehrfach bestätigen. Meist geht auch bei diesen Tieren die Äußerung des Flehmens voraus.

Die Tabelle 5 berichtet klar, daß der Hengst eindeutig dem Harn rossiger Stuten den Vorzug beim Beriechen gibt. Der Harn muß sich also olfaktorisch verändert haben. Zudem kommt nochmals zum Ausdruck, daß das Beriechen von Rosseharn bedeutend mehr zum Flehmen führt.

Der Einfluß der Brunst auf das Flehmen

Die Brunst stellt ein hormonell bedingtes Geschehen innerhalb der Fortpflanzungsphysiologie der Tiere dar mit dem Ziel, die Kopulation und die Konzeption zu ermöglichen; sie ist zugleich als ein äußeres Zeichen für die Bereitstellung von befruchtungsfähigen Eizellen anzusehen. Sie äußert sich durch sichtbare Veränderungen an den Genitalien, sowie durch diesen Zustand charakterisierendes Verhalten. Die äußeren Anzeichen des Östrus sind eng korreliert mit Vorgängen an den inneren Geschlechtsorganen, denn in der Regel findet in diesem Zeitraum die Ovulation statt.

Trotz dieses zeitlichen Korrelierens handelt es sich physiologisch um zwei differente Vorgänge, denn die Erscheinungen der Brunst werden durch das Follikelhormon bewirkt, während die Ovulation auf die Wirkung von gonadotropem Hormon zurückgeführt wird. Der Begriff "Brunst" erfährt somit eine engere Begrenzung, denn er charakterisiert nur die vom Follikelhormon hervorgerufenen Erscheinungen.

Der innere Geschlechtsapparat unterliegt durch die Brunst besonderen Veränderungen. Durch Hyperämie werden Ovidukt und Uterus geschwellt und damit die Öffnung des Cervikalkanals bewirkt; zudem erfolgt eine Förderung der Sekretion des Drüsengewebes (Stoss 1944, Bane und Bonnadonna 1958).

Neben dem drüsenreichen Endometrium werden von den schleimbildenden Zellen des Oberflächenepithels der Cervix uteri während der Brunst dünnflüssige Sekrete (Brunstschleim) abgesondert. Für die Produktion des Brunstschleimes ist die drüsenlose Vaginalschleimhaut ohne Bedeutung. Die stark gefaltete uterine Schleimhaut besitzt eine große sekretorische Oberfläche. Das schleimige, alkalische Cervix-Sekret verändert sich je nach Cyclus-Phase, sowohl quantitativ als auch qualitativ. In der prägraviden Phase wird unter Progesterin-Einfluß weniger produziert als im follikulären Stadium (Strauß 1964). Die Proliferation des Cervixepithels erreicht um die Zeit des Follikelsprungs ihren Höhepunkt (Hammond 1927), wobei es zur Absonderung des bereits erwähnten glasklaren, dünnflüssigen Brunstschleims kommt. Die Hyperämie kann durch vom männlichen Tier ausgehenden taktilen Reizen intensiviert werden und eine erheblich stärkere Durchblutung des inneren Genitalsystems bewirken (Schilling 1953). Die Veränderungen und Umbildungen an der Muscularis und dem Endometrium des Uterus, wobei in den Drüsen und Epithelien Zerfallerscheinungen und erhöhte Aktivität auftreten, führen zu der Steigerung der Schleimproduktion und bedingen den Ausfluß aus den äußeren Geschlechtsorganen.

Augenscheinlicher wird der Zustand der Brunst an den Veränderungen der äußeren Genitalien demonstriert. Die Veränderungen, die an der Vulva zur Zeit der Brunst sichtbar werden, wie Rötung der Scheidenschleimhaut, Erweiterung des Lumens und Sekretion, sind offensichtlich geeignet, die Begattung zu erleichtern, unter Umständen sogar erst zu ermöglichen. Durch die erhöhte Blutfülle wird eine deutliche Schwellung der Vulva, der Clitooris und der Labien herbeigeführt. Die Labien entfernen sich mehr oder weniger voneinander, oder es tritt ein rhythmisches Öffnen und Schließen auf. Durch die Hyperämie werden Epithelstücke und Drüsensekrete durch die Genitalwege

nach außen gepreßt (Meisenheimer 1921). Die Absonderung des Brunstschleims läßt sich bei allen Ungulaten nachweisen; sie ist besonders bei den Rinderartigen sehr stark.

Neben diesen organischen Umbildungen treten noch auffällige Verhaltensänderungen auf, die typisch für die Brunst sind. Die weiblichen Tiere verstärken die Harnabgabe, wobei die Frequenz des häufigen Harnens als ein Gradmesser für die Erregung der Tiere angesehen werden kann.

Gleichzeitig mit dem Harn wird verstärkt Brunstschleim abgeschieden; der Harn und auch das Sekret haben im Paarungsverhalten die Funktion von Auslösern. Besonders charakteristisch für die Rosse der Einhufer-Stuten, aber auch für Nashorn und Tapir ist das "Blitzen". Durch das rhythmische Öffnen und Schließen der Labien wird gelblich-weißer Schleim aus der Vulva gepreßt, der das besondere geruchliche Interesse des männlichen Tieres findet. Ebenso bewirkt das Blitzen das bereits erwähnte ritualisierte Spritzharnen. Eibl-Eibesfeldt (1956) bewertet das Blitzen oder Blinken als optische Ausdruckserscheinung mit Auslöserfunktion.

Die hormonellen Veränderungen führen zu einer erhöhten Reizbarkeit der Tiere; man kann direkt von einer psychischen Brunst sprechen. Bei den Einhufern äußert sich dies durch häufiges und lautes Wiehern, nervöses Schwanzschlagen, verstärktes Kopfaufwerfen und besondere taktile Empfindlichkeit. Cordts (1953) spricht von einer allgemeinen "Erotisierung" des Körpers, nachgewiesen durch den psychogalvanischen Hautreflex, der auf die Drüsensekretion anspricht. Sehr auffällig sind die Veränderungen im intraspezifischen Verhalten. Das vor der Brunst gezeigte abwehrende Verhalten der weiblichen gegenüber den männlichen Tieren, denen die Unterschreitung der Individualdistanz verwehrt wurde, kehrt sich in das Gegenteil um, was besonders durch die Tolerierung der genitalen Kontrollen augen-

fällig wird. Vielfach zeigen die Tiere, besonders die Esel- und Zebrastuten noch typische, mimische Ausdrücke, wie z. B. das Rossigkeitsgesicht (Antonius 1937, Zeeb 1959, Trumler 1958, 1959). Die Aktivität der weiblichen Tiere ist auch durch Präsentier- und Paarungsaufforderungsstellungen gekennzeichnet.

Durch die verschiedensten auslösenden Reize wird dann das Sexualverhalten so gesteuert, so daß durch die richtige Sequenz der Verhaltensweisen auf dem Höhepunkt der Brunst die erfolgreiche Kopulation gewährleistet ist. Besonderer Wert ist den olfaktorischen Reizen als Auslösern im Paarungsverhalten zuzuerkennen. Die häufigen geruchlichen Kontrollen der weiblichen Genitalien und der flüssigen Ausscheidungen und das darauf folgende Flehmen bestätigen dies.

Schmaltz (1921) und andere Autoren vermuten, daß ein bestimmter Brunstgeruch des Weibchens für die Erregung des Geschlechtstriebes zuständig sei. Das Beriechen der weiblichen Genitalien korreliert mit dem Flehmen.

Das Bestimmende für die Brunst beider Sexualpartner ist jedenfalls der Eintritt der Brunstperiode bei den Weibchen. Dies ist auch daraus zu erklären, daß ein nicht zur rechten Zeit brünstig werdendes Weibchen Brunstverhalten beim Männchen einleiten kann. Büchlmann (1950), der sich mit der Qualität der Auslöser im Sexualverhalten beim Rind auseinandergesetzt hat, mißt den taktilen und optischen Reizen in der Auslösung sexueller Reaktionen mehr Bedeutung als den olfaktorischen Reizen zu. Ottow (1953), Cordts (1953), v. Lehmann (1963) u. a. betonen dagegen die hervorstechende Rolle, die dem Geruch in der Sexualsphäre zukommt. Selbst bei den Katzen, deren Geruchssinn relativ schwach ausgebildet ist, scheint der Geruch in der Sexualsphäre ausschlaggebend zu sein (Leyhausen 1956).

Cordts (1953) bezeichnet die Geruchsreize sogar als das "wahre Stimulans" der sexuellen Erregung. Dem Geruch des Harns ordnet Pilters (1954) eine dominierende Stellung als Auslöser im Paarungsverhalten der Tylopoden zu.

Das Verhalten der männlichen Tiere zeigt auf jeden Fall, daß ein sexuell effektvoller Geruch dem genitalen Ausfluß, aber auch dem Harn anhaften muß. Wäre dies nicht der Fall, würden kaum verstärkte genitale Kontrollen und vermehrtes Beriechen von Harnstellen (vgl. Tab. 5) durchgeführt werden. Auch würde das Flehmen in der Priorität der im Funktionskreis "Paarung" gezeigten Verhaltensweisen nicht die erwiesene dominierende Stellung einnehmen.

Zur Prüfung der Valenz der Brunstsekrete bezüglich des Flehmens werden Scheidenabstriche von rossigen Stuten einmal einem Ponyhengst im Herdenverband, zum anderen einem bereits 14 Tage isoliert gehaltenen Eselhengst zum Beriechen vorgegeben. Da der Harn rossiger Stuten ebenfalls Schleim enthält, wird dieser durch Filtrieren vom Harn abgetrennt. Der Schleimrückstand wird mit Aqua dest. ausgewaschen und ebenfalls zur olfaktorischen Prüfung den Hengsten angeboten. Zu einer weiteren Versuchsreihe wird das nun ziemlich klare Harnfiltrat verwendet.

Die Frage, ob durch Hitzeeinwirkung die vorhandenen Geruchsstoffe zerstört werden, wird dadurch beantwortet, daß eine Harnprobe zum Kochen gebracht und eine andere völlig eingedämpft, durch Aqua dest. wieder gelöst wird und diese beiden Proben dem Eselhengst zum Beriechen vorgelegt werden.

Die Vorlage zum Beriechen geschieht in wechselnder Reihenfolge, so daß nie zweimal hintereinander die gleiche Probe berochen werden kann.

Versuchstier: Shetlandpony-Hengst

	Zahl der Versuche	Flehmen		
		positiv	negativ	positiv in %
Scheidenabstrich	30	26	4	86,7
Schleimrückstand	30	21	9	70
Harnfiltrat	30	12	18	40

Tabelle 6

Versuchstier: Eselhengst (isoliert)

Scheidenabstrich	30	23	7	76,7
Schleimrückstand	30	19	11	63,3
Harnfiltrat	30	13	17	43,3
abgekochter Harn	30	1	29	0,3
eingedampfter und wieder gelöster Harn	20	-	30	-

Tabelle 7

Bei beiden Tieren führt das Beriechen von Scheidenabstrich und Schleimrückstand neben dem Flehmen zu Erektionen und zwar

beim Shetlandpony-Hengst auf Scheidenabstrich 17-mal,
auf Schleimrückstand 5-mal;
beim Eselhengst auf Scheidenabstrich 8-mal,
auf Schleimrückstand 1-mal.

Diskussion

Der Unterschied in der Schleimproduktion zwischen rossigen und nichtrossigen Stuten beruht darauf, daß zu Beginn der Brunst die Hormonausschüttung offensichtlich noch nicht ausreicht, um alle brunstphysiologischen Reaktionen voll zu aktivieren. Die Schleimabsonderung fehlt daher vor der Brunst und ist auch zu Beginn der Brunst noch schwach. Die olfaktorische Prüfung der Scheidenabstriche führt dann bei Eintritt der erhöhten Schleimsekretion zu einer vermehrten Häufigkeit des Flehmens. Scheidenabstriche nichtrossiger Tiere bewirken bei weitem nicht das intensive und häufige Flehmen. Bei dem isoliert gehaltenen Hengst wird auf die gleichen Scheidenabstriche weniger häufig geflehmt (Tab. 7: 76,7 %) wie von dem Hengst, der mit den Stuten vergesellschaftet ist (Tab. 6: 86,7 %).

Durch die Anwesenheit der weiblichen Tiere tritt eine erhöhte Sensibilisierung ein, wobei sicherlich weitere Sinneseindrücke aktivierend wirken (Le Magnèn 1952, Schilling 1953, Cordts 1953). Schenkel (1947) betont, daß der Genitalgeruch brünstiger Wölfinnen für inaktive Rüden von großer Wichtigkeit ist. Die bei der Eireifung bzw. Ovulation frei werdenden chemisch wirksamen Stoffe werden mit Sicherheit von den Männchen wahrgenommen (Le Magnèn 1952, Lambourne 1956, Backhaus 1961, Banks 1964) und vermitteln einen Eindruck von dem Grad der Paarungsbereitschaft. Das ungeheure Interesse an den Genitalsekreten findet darin seine beweiskräftige Erklärung. Hunde haben ja auch die Fähigkeit, Gerüche qualitativ und quantitativ zu unterscheiden, wobei sogar aus einem Duftstoffgemisch eine bestimmte Komponente herausgerochen werden kann (Neuhaus 1953).

Trumler (1958) vermutet, daß gerade dieser spezifische Duftstoff das weitere Verhalten des männlichen Tieres auslöst und bestimmt, wobei dann der nötige Erregungsgrad für die Paarung erreicht wird.

Da bereits geringe Unterschiede in der Zusammensetzung vieler Duftstoffgemische genügen, um die Reizqualität zu ändern (Le Magnèn 1952), besteht die Möglichkeit, daß zwischen dem Harn und dem Genitalausfluß rossiger und nichtrossiger Stuten neben dem qualitativen eben ein quantitativer Unterschied besteht, der durch das mit dem Flehmen gekoppelte olfaktorische Sinnesorgan festgestellt wird.

Für diese Möglichkeit spricht auch, daß der Harn rossiger Stuten mit zunehmender Verdünnung, d. h. abnehmender Konzentration, das Flehmen weniger bewirkt und kaum das Interesse des Hengstes erregt (Tab. 2, S. 66). Die Bevorzugung des Harns rossiger Stuten in der Häufigkeit des Beriechens spricht ebenfalls für diese Möglichkeit (Tab. 5, S. 68).

Das olfaktorische Prüfen der Scheidenabstriche bewirkt in 17 bzw. 8 Fällen neben dem Flehmen die Erektion des Penis. Die Erektion ist anfänglich minimal, wird aber mit Zunahme der Reize stärker, so daß sich im Grad der Erektion ein Indikator für den Erregungszustand bietet.

Die Proben des abgekochten und eingedampften Harns haben sicher durch die Hitze einwirkung Veränderungen erfahren, die den Wert als "Brunstindikator" mindern. Der das Flehmen bewirkende Duftstoff ist durch diese Manipulation mit Sicherheit zerstört worden.

Ebenso verstärkt natürlich die Gegenwart des Männchens die Brunsterscheinungen bei den Weibchen. Die dem weiblichen Genitaltrakt zugehörigen Drüsen erhöhen ihre Tätigkeit durch die vom Männchen ausgehenden erregungssteigernden

den Reize. Allerdings ist die erhöhte Abscheidung nicht nur durch diese Reize bedingt. Die Schleimabsonderung ist proportional zum Brunstzustand ansteigend, wobei die Zeiten der höchsten Schleimabsonderung fast immer mit denen der höchsten sexuellen Ansprechbarkeit zusammenfallen.

Der Schleimrückstand des filtrierten Harns führt bei beiden Versuchstieren die Äußerung der Flehmgebärde vermehrt herbei als das Harnfiltrat.

Der Harn rossiger Stuten ist bei 56 % (Tab. 2, S. 66) der Proben Anlaß zum Flehmen, der von Schleim befreite Harn nur bei 40 bzw. 43,3 % der Proben (Tab. 6 / 7, S. 76). Dies zeugt davon, daß der Harn nur aus dem Grund berochen wird, um olfaktorisch Aufschluß über die Anwesenheit der brunstindizierenden Genitalausflüsse zu gewinnen. Eine qualitative Veränderung des Harns ist nicht auszuschließen (vgl. Tab. 5, S. 68), zumal sich der Harn auch während der Gravidität verändert (75 verschiedene Säuren). Im Harn und in den Genitalsekreten scheinen spezifische Brunstduftstoffe vorzuliegen, die das männliche Tier in die Lage versetzen, östrische von nicht östrischen Tieren zu differenzieren.

Le Magnèn (1952) hat zwischen brünstigen und nicht brünstigen Hamsterweibchen einen geruchlichen Unterschied festgestellt.

Bei den Primaten werden bei der Konzeptionsbereitschaft ebenfalls spezifische Stoffe, wie z. B. Pregnandiol, abgesondert, ebenso tritt eine Veränderung des p_H -Wertes des Harns ein. Man könnte diesen Brunstduftstoff in Übereinstimmung mit Karlson (1960) als "Pheromon" bezeichnen, da er ja auch in gewissem Sinn der intraspezifischen Verständigung dient.

Die Häufigkeit des Flehmens in den einzelnen Brunstphasen

Aus den Verhaltensbeobachtungen vieler Autoren (Trumler 1958, Walther 1958, 1960, 1963, 1964, Zeeb 1958, Zeeb und Kleinschmidt 1963) läßt sich schließen, daß die Häufigkeit des Flehmens in den verschiedenen Phasen der Brunst variiert.

Exakte zahlenmäßige Angaben, die diese auf Beobachtung basierende Ansicht bestätigt, fehlen erstaunlicherweise bis heute. Als erste und bisher einzige haben Buechner und Schloeth (1965) bei der Beobachtung von 100 Kopulationen der Uganda-Kob-Antilope (*Adenota kob thomasi*) Zahlenangaben geliefert.

Bei diesen 100 Paarungen wird das Flehmen stets beobachtet und steht mit 31 % an der Spitze aller gezeigten sexuellen Handlungen. Bei 38 anderen Beobachtungsgelegenheiten beträgt der Prozentsatz des Flehmens gegenüber anderen gezeigten Verhaltensweisen 50 %. Das genitale Beriechen und das Flehmen stehen somit an erster Stelle in der Häufigkeit aller gezeigten Verhaltensweisen, wie Imponiergehabe, Paarungskreisen, Laufschlag usw.

Bei einer 12-stündigen Beobachtung der genannten Antilope wird nach 61-maligem Beriechen das Flehmen 50-mal festgestellt; dies entspricht einer prozentualen Häufigkeit des Flehmens von 82 %.

Bevor nun zahlenmäßig die Häufigkeit des Flehmens in den Brunstphasen angegeben wird, erscheint es ratsam, kurz

die Charakteristika dieser Phasen bei den Equiden darzulegen. Bei den Shetlandpony-Stuten wird ein Brunstzyklus von 21 Tagen ermittelt; die Brunstdauer beträgt 6 1/2 Tage. Der Zyklus der Eselstute wiederholt sich alle 25 Tage, die Brunst dauert 7 Tage.

Die Rosse der Einhufer besteht aus drei physiologisch bedingten Zeitabschnitten, die sich durch für jede Phase typisches Verhalten voneinander abgrenzen lassen: das Aufrossen, die Hochrosse und das Abrossen.

Das Aufrossen, also der Beginn der Rosse, stellt gewissermaßen die Einleitungs- und Vorbereitungszeit für die Hochrosse dar. Sie ist die Phase, in der die Verhaltensweisen, die dann in der Hochrosse die Paarung sichern, heranreifen. Die Stute steht körperlichen Kontakten noch ablehnend gegenüber.

Die Hochrosse ist durch die ständige Paarungsbereitschaft gekennzeichnet und äußert sich verhaltensmäßig durch die von der Stute ausgehende Paarungsaufforderung. Die Toleranz gegenüber körpernahen Kontakten ist ebenfalls typisch für diese Phase, in die auch die Ovulation fällt.

Das Abrossen äußert sich darin, daß die anfänglich noch schwach vorhandene Paarungsaufforderung langsam von stärker werdenden Abwehrverhalten der Stute abgelöst wird. Direkte sexuelle Körperkontakte werden immer mehr unterbunden.

Im folgenden wird nun das Flehmen zahlenmäßig in den einzelnen Phasen erfaßt. Dazu werden aus insgesamt 5 Protokollen von Brunstabläufen zwei ausgewählt.

Shetlandpony

	23.9.	24.9.	25.9.	26.9.	27.9.	28.9.	29.9.	30.9.
Flehmen auf Harn oder Harnstellen								
	9	23	37	31	27	29	33	14
Flehmen nach genitalem Beriechen								
	-	9	17	35	43	37	15	Wert fehlt

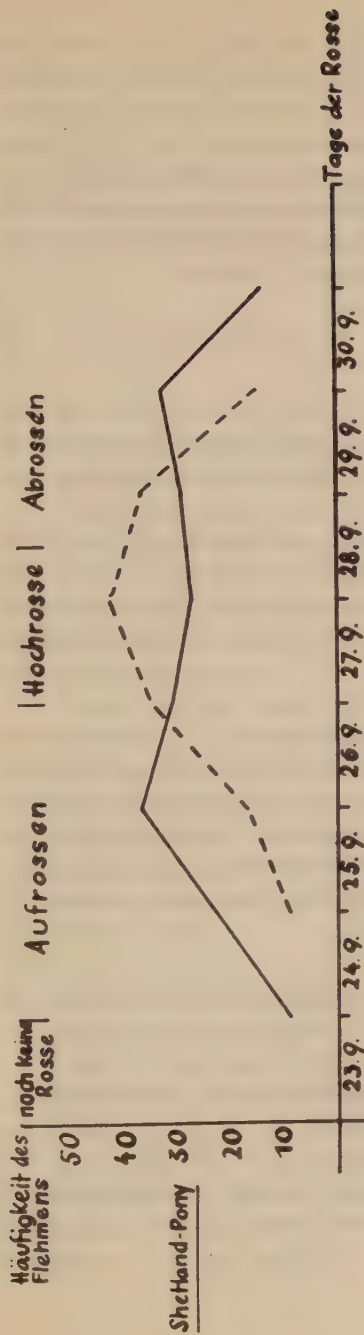
Tabelle 8

Esel

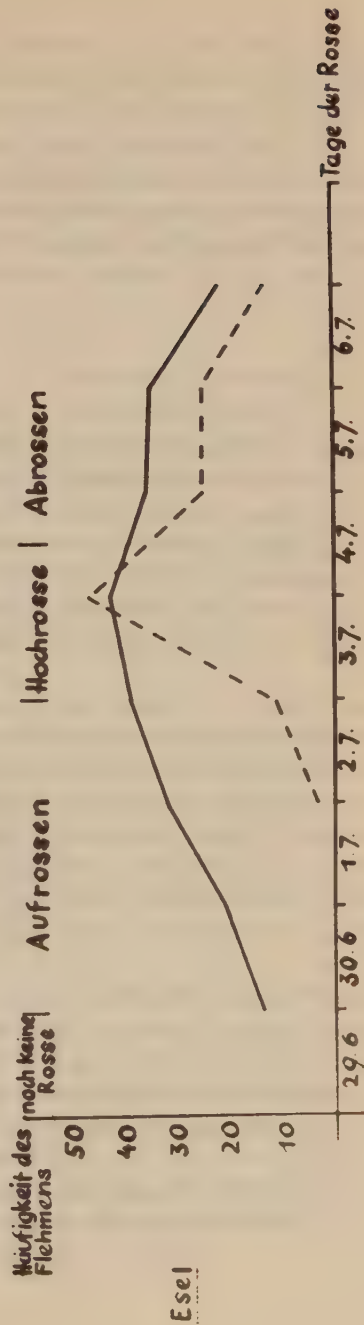
	29.9.	30.6.	1.7.	2.7.	3.7.	4.7.	5.7.	6.7.
Flehmen auf Harn oder Harnstellen								
	14	21	32	39	43	36	35	22
Flehmen nach genitalem Beriechen								
	-	-	3	11	47	25	25	13

Tabelle 9

— Häufigkeit des Flehmens auf Harnstellen - - - Häufigkeit des Flehmens nach genitalem Beriechen



- 83 -



Diskussion

Die graphische Darstellung (S. 83) demonstriert, wie sich in den einzelnen Phasen der Brunst die Häufigkeit des Auftretens des Flehmens ändert, aber auch, wie in den Phasen ein Wechsel im Kontrollmodus auftritt.

1. Phase des Aufrossens

In diesem Stadium wird bedeutend häufiger geflehmt als im vorhergegangenen Diöstrus. Die Kontrollen der Harnausscheidungen werden vermehrt vorgenommen, wobei dann auch das Flehmen des öfteren gezeigt wird. Ebenso ist eine Zunahme des Flehmens nach genitalen Kontrollen zu verzeichnen; allerdings wird dabei die Häufigkeit des Flehmens wie auf Beriechen der Harnstellen nicht erreicht.

Das häufige Flehmen nach indirekter Kontrolle in dieser Annäherungsphase ist darauf zurückzuführen, daß die Stute nun vermehrt Harn absetzt, der sich in dieser Phase bereits geruchlich verändert. Der vermehrte Harnabsatz hat mit der physiologischen Miktion nichts zu tun (Hediger 1941), sondern dient einmal der Bereitstellung von informativen Geruchsstoffen, zum anderen als optischer Reiz, dessen "Adressat" das Männchen ist.

Das häufige Aufsuchen dieser Harnstellen durch das Männchen ist als Appetenz zu werten, mit dem Trend, die geruchlichen Veränderungen festzustellen. Das verstärkte Interesse des Hengstes an den Ausscheidungen schlägt sich in der Häufigkeit des Flehmens nieder.

Die genitalen Kontrollen, basierend auf der zunehmenden Sekretion von Genitalschleim, werden häufiger durchgeführt,

in dieser Phase aber von der Stute noch nicht generell geduldet. Bei der Begegnung von Hengst und Stute, sei es auch wie hier aus sexuellen Motiven, werden fast stets Angriffs- und Flucht Tendenzen aktiviert (Baerends 1966). Die olfaktorischen Kontrollen und das Flehmen, die im Brunstverhalten des Hengstes vorherrschen, werden ohne Zweifel durch den Eintritt der Rosse der Stute ausgelöst.

2. Phase der Hochrosse

Die Absonderung der Vaginalsekrete nimmt proportional mit fortschreitender Rosse zu und ist in der Hochrosse, die meist nur kurze Zeit dauert, am höchsten.

Bei Schafen und Rindern kommt der Östrus schnell, ohne deutlichen Proöstrus, und dauert 15 bis 30 Stunden (Hammond 1927, Banks 1964). Bei den Einhufern ist der Höhepunkt des Östrus mit der Ovulation zwei Tage vor Brunstende anzusetzen.

Das Dulden, ja Herausfordern der naso-genitalen Kontrollen als Ausdruck sexueller Kontaktbereitschaft führt nun zu vermehrtem Beriechen der Genitalien und dadurch zu häufigerem Flehmen. Durch taktile Reize, z. B. Belecken der Vulva, wird die Sekretion aktiviert, wie auch die Kontaktscheu des Weibchens durch diese Berührungsreize vermindert wird.

Spezifisches Verhalten der Stute provoziert den olfaktorischen Aufschluß.

Die Häufigkeit des Flehmens nach genitalem Beriechen ist in dieser Phase am höchsten und übertrifft die Häufigkeit des Flehmens nach indirekter Kontrolle. Das Interesse des Hengstes an den Harnstellen ist zwar immer noch gegeben, erfährt aber doch eine Abschwächung, obwohl die Harnproduktion und der Harnabsatz noch stark sind.

Lang (1961) gibt für diese Phase beim Nashorn eine Frequenz des Spritzharnens von 36 je Minute an, und auch Schenkel (1966) deutet das häufige Spritzharnen der Weibchen als einen Ausdruck ihrer besonderen Erregung.

Das deutlich verminderte Interesse des Hengstes für Harnstellen geht parallel mit der Verminderung der Abwehr der Weibchen für genitale Kontrollen. Es führt zu einer Abnahme des Flehmens nach Beriechen der Harnstellen, ist aber doch noch häufiger als vor Eintritt der Brunst.

Die Aufnahme der naso-genitalen Kontakte werden als "Erkundungsaufschließen" (Trumler 1958) bezeichnet und sind mit der Absicht verbunden, sich über den Zustand der Brunst olfaktorisch zu informieren. Meist folgt auf das Beriechen und Belecken der Vulva die Paarungsaufforderung der nun aktiven Stute, die den Sprung erwartet. Das Belecken der Vulva bewirkt zudem vermehrtes Ausspritzen von Sekreten aus der Vulva.

3. Phase des Abrossens

Der Übergang zu dieser Phase der ausklingenden Brunst ist dadurch gekennzeichnet, daß die Häufigkeit des Flehmens nach genitalem Beriechen, wie auch nach dem Beriechen von Harnstellen, stetig abnimmt.

Allerdings wird das Flehmen nach dem Beriechen von Harnstellen nun wieder häufiger als nach dem Beriechen der Genitalien. Dieses Ansteigen in der Häufigkeit bei indirekter Kontrolle wird dadurch erreicht, weil das genitale Beriechen durch zunehmendes Abwehrverhalten durch die Stute wieder gehemmt wird und die Harnstellen als olfaktorische Informationsquelle daraufhin an Bedeutung gewinnen.

Der Abbau der Instinkthandlungen des Sexualverhaltens erfolgt beim Hengst langsamer als bei der Stute. Der Hengst befindet sich noch länger in dieser der Fortpflanzung dienenden spezifischen Stimmung, die aber in dieser ausklingenden Brunstphase durch immer schwächer werdende Auslöser langsam in den Normalzustand übergeht.

Die olfaktorischen Kontrollen durch den Hengst sind zu Beginn dieses Stadiums noch ausgeprägt vorhanden, werden aber, bedingt durch eine wiederum erfolgende geruchliche Veränderung der Stutenausscheidungen, wieder so häufig, wie es für die Nicht-Brunst typisch ist. Die sexuell getönten Verhaltensweisen werden zu rein sozialen Verhaltensweisen umgepolt.

Da im Sexualverhalten neben olfaktorischen Auslösern auch noch andere Auslöser bedeutsam sind, die sich in ihrer auslösenden Wirkung quantitativ-summativ verhalten (Seitz 1940/41), sollen dazu noch einige Bemerkungen abgegeben werden. Außerdem soll nicht der Eindruck entstehen, nachdem hier nur von den olfaktorischen Auslösern die Rede ist, daß diese allein für die Auslösung des Sexualverhaltens verantwortlich sind, obgleich im Leben der Säuger die olfaktorischen Reize eine dominierende Rolle spielen (Dieterlein 1959, Kahmann 1931). Die verschiedenen Reize werden biologisch zweckmäßig beantwortet, wobei chemische Auslöser am sichersten funktionieren (Lorenz 1943). Die meisten Reaktionen der Männchen werden durch reflektorische Reizung über die Sinnesorgane bewirkt, wobei das endokrine System sensibilisierenden Einfluß nimmt. Die Art der Verhaltensweisen ist einmal abhängig vom inneren Zustand des Tieres, zum anderen von den Auslösern der äusseren Situation (de Ruiter 1963).

Die Wirkung anderer Auslöser wird schon dadurch offenkundig, daß das Belecken der Vulva, also ein taktiler Reiz, bei der Stute als spezifische Antwort die Paarungsaufforderung auslöst.

Dieser taktile Reiz wirkt sogleich als Anregung zur verstärkten Sekretproduktion, zeigt also eindeutig "Hengstwirkung". Das vermehrte Harnen und das "Blitzen" als vegetative Ausdruckerscheinungen sind als optische Auslöser wirksam und führen u. a. zum Hinwenden des Hengstes zu der Geruchsquelle, wo dann die olfaktorischen Auslöser effektiv werden. Das endokrine System schafft die Voraussetzungen für das Ablaufen der erblich fixierten sexuellen Verhaltensweisen, die dann durch nervös wirkende Reize ausgelöst werden.

Die feine Abstimmung und die Intensität der Verhaltensweisen des Funktionskreises "Paarung" erfolgt durch das Nervensystem (Cordts 1953, Löhle 1953, Schilling 1953), wobei es zu einer "Nuancierung" der Verhaltenskomponenten kommt. Die strenge Abhängigkeit vom Hormonspiegel läßt bei den höheren Säugern dagegen immer mehr nach (Beach 1947). Die Annahme, daß die sexuellen Reaktionen in erster Linie durch nervöse Mechanismen hervorgerufen werden, findet eine Begründung in der Schnelligkeit, in der alle Teile des Körpers in Aktivität versetzt werden.

Die in der durch endokrine Vorgänge bedingten spezifischen Stimmung (Tembrock 1964) ablaufenden nervös gesteuerten Verhaltensweisen tragen zur sexuellen Erregung bei; besonders der Geruch zeigt sich hier als ein stark affektiver Sinn. Die Außenreize können aber nur wirksam werden, wenn das Tier in einen bestimmten Funktionskreis "eingeklinkt" ist (Hediger 1937, Baerends 1941, Tembrock 1954). Da diese Außenfaktoren zur Auslösung der Instinkthandlungen gebraucht werden, erfolgt das Aufsuchen der spezifischen Reizsituation aktiv durch das Tier selbst (Appetenzverhalten).

Je stärker die Erregung bereits fortgeschritten ist, desto schwächere Auslöser genügen, um eine Handlung auszulösen, wobei bereits stark "erotisierte" Tiere niedrigere Reizschwellen zeigen.

Ein nicht brünstiges Schaf, das berochen wird, findet das weitere Interesse des Bockes nicht mehr (vgl. Protokoll S. 49). Das Interesse des Bockes erlahmt bzw. wird erst gar nicht geweckt. Die auslösenden olfaktorischen Reize von seiten des Schafes waren zu gering oder fehlten, und so wird der von Phase zu Phase gleitende Ablauf retardiert oder gehemmt. Ein Abbruch der sexuellen Reaktionen kann dann jederzeit erfolgen (Büchlmann 1950, Kurt 1968).

Die olfaktorischen Reize, die zum Flehmen führen, verändern sich in ihrer Intensität in den einzelnen Phasen der Brunst. Je geringer und schwächer die Auslöser, desto schwächer die Erregung und die Tendenz zu sexuellen Handlungen.

Bestimmung der Flehmdauer

Sehr häufig findet man, daß männliche Tiere, gerade in den Phasen des Auf- bzw. des Abrossens, mehrmals hintereinander flehmen. Nach Abklingen der Flehmgebärde wird sofort wieder die Geruchsquelle berochen und nochmals geflehmt. Es ist aber auch möglich, daß nach einmaligem Beriechen der Geruchsquelle das Flehmen mehrmals hintereinander erfolgt. Solche Flehmserien betonen auch v. Richter (1965) beim Tapir (5-mal), Schenkel (1966) beim Nashorn (7-mal) und Pilters (1956) beim Lama (10- bis 15-mal). Ich hatte bei meinen Beobachtungen immer den Eindruck, daß gerade bei älteren Hengsten und Bullen vor dem Sprung dieses serienmäßige Flehmen auftrat. Jüngere Tiere flehmen meist nur einmal und sprangen dann auf. Jüngere Tiere scheinen den Sprung ungeduldiger zu erwarten als Ältere; vielleicht resultiert aus diesem "Drang" ein geringeres olfaktorisches Prüfen.

Bei einem Eselhengst werden die Flehmdauern bei mehrmalig hintereinander erfolgreichem Flehmen mit der Stoppuhr festgehalten. Der Hengst flehmt bei genitalen Kontrollen 6-mal hintereinander. Ebenso zeigt ein Kamelhengst eine solche Flehmserie (4-mal).

	Eselhengst	Kamelhengst
1. Flehmen	22 sec	10 sec
2. Flehmen	17 sec	11 sec
3. Flehmen	14 sec	10 sec
4. Flehmen	9 sec	8 sec
5. Flehmen	4 sec	-
6. Flehmen	2 sec	-

Tabelle 10

Durch Versuche soll nun die Vermutung, daß nach mehrmalig hintereinander ablaufendem Flehmen eine Abnahme der Flehmdauer eintritt, geprüft werden.

Während einer Rosseperiode werden einem Eselhengst (Roland I) nacheinander immer wieder Proben von Scheidensekreten vorgelegt. Nach Beendigung des Flehmens wurde sofort wieder durch eine neue Probe zum Flehmen animiert. Es soll nun ermittelt werden, wie oft sich das Flehmen im Versuch kurz hintereinander auslösen läßt und wie lang die Flehmdauern sind.

Diese Versuche werden bei einem Eselhengst, sowohl im Beisein der Stuten als auch nach vierwöchiger Isolierung von den Stuten, durchgeführt.

Insgesamt werden acht Versuchsserien durchgeführt; pro Tag allerdings immer nur zwei.

Eselhengst Roland I: das Tier ist nicht isoliert.

	1. Serie	2. Serie	3. Serie	4. Serie
1. Flehmen	24	12	27	17
2. Flehmen	21	9	26	13
3. Flehmen	18	3	17	13
4. Flehmen	18	1	15	8
5. Flehmen	20	-	13	2
6. Flehmen	15	-	8	2
7. Flehmen	12	-	5	-
8. Flehmen	12	-	1	-
9. Flehmen	9	-	3	-
10. Flehmen	4	-	1	-
11. Flehmen	1	-	-	-

Die Zeit ist in sec angegeben.

Tabelle 11

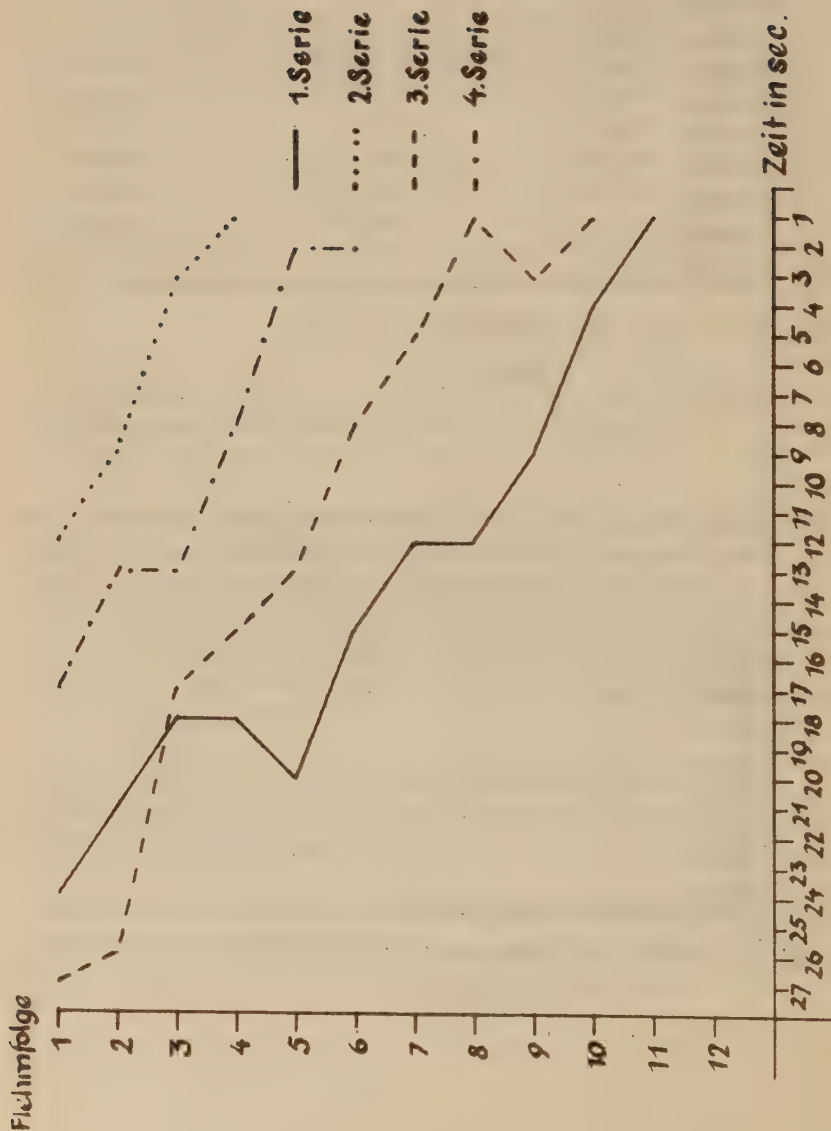
Eselhengst Roland I: das Tier ist bereits seit 4 Wochen von den Stuten getrennt

	1. Serie	2. Serie	3. Serie	4. Serie
1. Flehmen	16	11	22	9
2. Flehmen	19	5	13	10
3. Flehmen	16	4	5	11
4. Flehmen	11	3	2	9
5. Flehmen	8	-	2	4
6. Flehmen	7	-	-	-
7. Flehmen	3	-	-	-
8. Flehmen	3	-	-	-

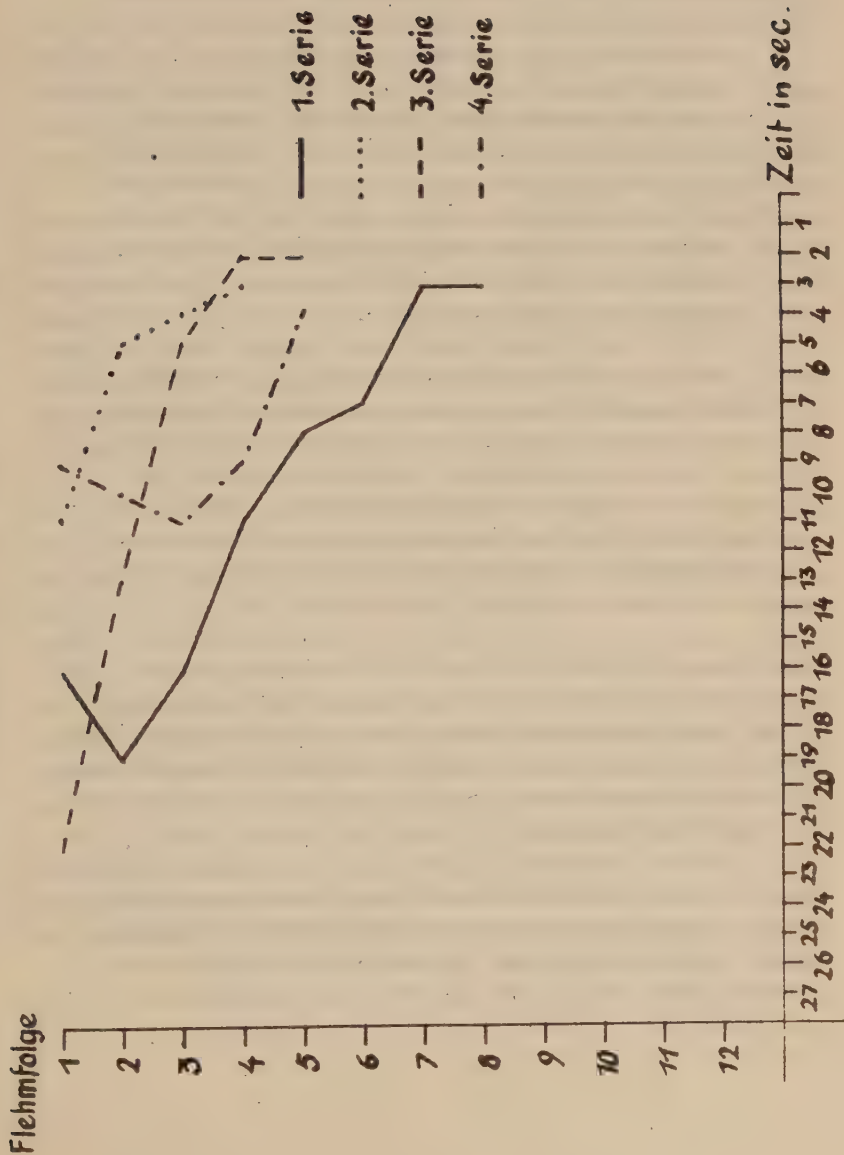
Die Zeit ist in sec angegeben.

Tabelle 12

Eselhengst Roland I nicht isoliert



Eselhengst Roland I von den Stuten isoliert



Diskussion

Allgemein zeigt sich, daß bei mehrmalig hintereinander erfolgreichem Flehmen die Zeitdauer abnimmt.

Das in einigen Serien kurz erfolgende Ansteigen der Zeit ist zufällig und bedarf keiner Erklärung. Zudem zeigt sich ganz deutlich, daß sich im Laufe der Versuchsreihe die Reaktionsbereitschaft ändert; bei oft wiederholter Auflösung des Flehmens ist dieses immer schwerer auszulösen, bis dann vom Versuchstier das Beriechen der Proben verweigert wird. Das Tier gibt dann seinen Unmut laut Ausdruck und wendet sich ab.

Durch "Sättigung" tritt eine Abstumpfung der Reaktion ein; bei einer dauernden Beanspruchung der Instinktbewegung wird diese erschöpft und ist dann auch durch eine Verstärkung des adäquaten Reizes nicht sofort wieder zu aktivieren. Bei der wiederholten Auslösung erfolgt ein Ansteigen der Reizschwelle, dem durch eine Intensivierung des auslösenden Reizes bis zu einem gewissen Grade begegnet werden kann.

Die folgende "refraktäre Phase" zeichnet sich dadurch aus, daß unter keinen Umständen das Flehmen mehr ausgelöst werden kann, selbst dann nicht, wenn das Tier Harnstellen beriecht oder genitale Kontrollen vornimmt. Diese Refraktärzeit ist verschieden lang und beträgt in extremen Fällen über fünf Stunden.

Deutlich zeigt sich überdies auch, daß der Hengst öfter hintereinander flehmt, wenn er nicht isoliert ist. Das beruht sicherlich auf der von den rossigen Stuten ausgehenden Reizwirkung, die die Aktivität des Hengstes verstärkt.

Das Abnehmen der Flehmdauer wird in erster Linie durch Adaptation erklärt, wobei die Reizschwelle an die Intensität des länger wirksamen Reizes angepaßt wird. Dabei erfolgt eben eine Schwellenerhöhung.

Das isoliert gehaltene Tier, das über vier Wochen weder mit den Stuten direkt noch mit deren Ausscheidungen in Berührung gekommen war, spricht sofort auf die Proben an und zeigt intensives Flehmen. Die Erregung äußert sich in der Erektion und durch lautes Wiehern.

Überraschend ist, daß der isolierte Hengst aus viel größeren Entfernungen bereits auf die Proben anspricht. Beim Beriechen der Harnstellen während der Rossephasen nähert sich der Hengst den Riechstoffquellen auf ganz kurze Distanzen, meist unter einem Meter, und flehmt erst dann. Der nun vier Wochen isolierte Hengst zeigt das Flehmen dagegen bereits, wenn er noch 2 bis 3 Meter von den Proben entfernt ist.

Dies ist wohl dadurch erklärlich, daß der Hengst längere Zeit keinen Anlaß zum Flehmen hatte, das Flehmen wegen des Fehlens von adäquaten Reizen also nicht äußern konnte und nun mit umso größerer Intensität auf die gegebenen Reize reagiert.

Die Reizschwelle war bei dem isolierten Tier stark erniedrigt, und so konnte das Flehmen sofort ausgelöst werden. Zweimal konnte ich bei dem abgesperrten Tier das Flehmen beobachten, ohne daß vorher etwas berochen wurde. Da aber bekannt ist, daß bei selten ausgelösten Instinktbewegungen ein "Affektstau" eintritt, der zu einer graduellen Abschwächung der Schwelle führt, kann es sich dabei nur um eine Leerlauf-Reaktion handeln.

Bestimmung der maximalen Flehmdauern bei einigen Huftieren

Tierart	Geschlecht	Zeit in sec	Anlaß
Kamel	Hengst	32	genitales Beriechen
Giraffe	Bulle	26	genitales Beriechen
Bison	Bulle	27	genitales Beriechen
Bison	Kuh	19	Harnstelle
Zwerg-Zebu	Bulle	26	Harnstelle
Shetland-Pony	Hengst	29	genitales Beriechen
Shetland-Pony	Stute	21	Harnstelle
Esel	Hengst	36	genitales Beriechen
Esel	Stute	14	Harnstelle
Wasserbüffel	Bulle	21	fließender Harn
Reh	Bock	16	genitales Beriechen
Böhm-Zebra	Hengst	28	genitales Beriechen
Böhm-Zebra	Stute	20	Harnstelle

Tabelle 13

Diskussion

Diese durch Beobachtung ermittelten Flehmzeiten sind durchwegs höher als die, die in den Versuchen gemessen wurden. Die Annahme, daß die Tiere in den Versuchssituationen durch den Experimentator beeinträchtigt wurden und daher die Flehmgebärde nicht maximal äußerten, ist wohl richtig. Auffallend ist allerdings, daß bei den weiblichen Tieren die Maximalwerte immer beim Beriechen von Harnstellen, bei den männlichen immer bei genitalem Beriechen auftreten. Das liegt sicherlich in der Tatsache begründet, daß naso-genitale Kontrollen von seiten der Weibchen sehr selten sind.

Das Flehmen auf verschiedene Riechstoffe

Bereits Schneider (1930 - 1934) prüfte verschiedene Geruchsstoffe auf ihre Valenz bezüglich des Flehmens. Pilters (1954, 1956) fand, daß bei den Aucheniden nur die Ausscheidungen zum Flehmen führen, während bei den Altwelt-Tylopoden auch artfremde und biologisch nicht bedeutsame Duftstoffe das Flehmen bewirken.

Bei einigen Huftieren sollen nun weitere biologisch effektvolle Stoffe, wie Kot, Nackendrüsen- und Prä-orbitaldrüsensekrete auf ihren Wert zur Flehmauslösung getestet werden. Desgleichen wird die Flehmwirkung von verschiedenen chemisch-definierten Stoffen festgestellt.

Vier chemisch genau definierte Riechstoffe, die der Geruchsqualität von Urin entsprechen, werden neben natürlichem Harn und Kot einem Eselhengst (Roland II) zur Prüfung vorgelegt. Dies geschieht in einem abgelegenen Gehege, in dem der Hengst isoliert gehalten wird, derart, daß die Wechsel mit Duftstoffproben "markiert" werden. Diese Proben werden auf Blumentopfuntersätze gegeben, die in den Boden der Wechsel eingelassen sind. Auf diese Weise wurde eine direkte Beeinflussung des Tieres durch den Experimentator vermieden.

Der Hengst kommt auf seinem Weg durch das Gehege immer wieder an den mit Riechstoffen markierten Stellen vorbei und beriecht sie hin und wieder. Die durchgeführten olfaktorischen Kontrollen und das gezeigte Flehmen wurde zahlenmäßig festgehalten.

Folgende sechs Proben, vier chemische und zwei natürliche, Stoffe, wurden getestet:

	Chemische Bezeichnung	Geruchsqualität
Probe 1	O-Propenyl-1-3-xylol-4	Uringeruch
Probe 2	4,7-Dimethyl-Octadien-1,7-O-1-4-acetat	Uringeruch
Probe 3	rossiger Harn	Natürlicher Harngeruch
Probe 4	p-Äthylphenol-acetat	Uringeruch
Probe 5	O-Chlor-okresyl-methyläther	Uringeruch
Probe 6	Kot	Kotgeruch

Tabelle 14

Die Beobachtung erstreckte sich über 5 Tage bei 5 Stunden pro Tag. Jede Probe, außer Probe 6 (eigener Kot), wurde täglich erneuert.

Es ergeben sich folgende Zahlenwerte:

	Passieren der Stelle	olfaktorische Kontrollen	Flehmen	in %
Probe 1	97	79	3	3,7
Probe 2	55	32	-	-
Probe 3	87	78	53	67,9
Probe 4	41	19	-	-
Probe 5	109	82	1	1,2
Probe 6	92	51	7	13,7

Tabelle 15

Diskussion

Das Beriechen der synthetischen Stoffe mit der künstlichen Geruchsqualität von Harn führt kaum zum Flehmen, während natürlicher Harngeruch in 67,9 % der olfaktorischen Kontrollen das Flehmen bewirkt. Diese chemischen Stoffe finden kaum das Interesse des Hengstes, da sie ihm keine biologische Information übermitteln. Eindeutig scheint es, daß der Hengst die künstlichen Stoffe von den natürlichen unterscheiden kann, die er dann vermehrt durch das Flehmen einer Prüfung unterzieht.

Das Beriechen des rossigen Harns wirkte auf ihn jedenfalls erregend. Daß eine sexuelle Erregung des Hengstes bewirkt wird, zeigt folgender Vorfall. Der Experimentator wollte, nachdem der Hengst den Harn einer rossigen Stute berochen und daraufhin geflehmt hatte, die Harnprobe erneuern und bückte sich, dabei unvorsichtigerweise mit dem Rücken zu dem bereits erregten Hengst zeigend. Der Hengst sprang auf den Versuchsleiter mit Vehemenz auf, so daß dieser durch den Anprall zu Boden geworfen wurde. Der erregte Hengst hatte bereits beim Beriechen des Harns schwach erigiert. Dieser Vorfall findet nur dadurch eine Erklärung, daß zwei Auslöser zusammengewirkt hatten, nämlich ein olfaktorischer (Harn) und ein optischer (Bücken). Sicherlich wirkte das Bücken auf den Hengst als ein optischer Auslöser im Sinne des "Torbogenschemas" (Büchlmann 1950), das nachgewiesenermaßen bei den Rindern sexuelle Handlungen, u. a. auch den Sprung, bewirkt.

Grzimek (1949) berichtet, daß ein als optischer Auslöser wirkendes Pferdebild (Phantom) bei einem Pferdehengst zur Erektion und Intention zum Aufreiten führt.

Das nur selten erfolgende Flehmen auf Beriechen von Kot zeigt die geringe Valenz bezüglich der olfaktorischen Information über den Brunstzustand. Das Beriechen von Kot führt häufig zu Scharrbewegungen und manchmal zu weiterem Kotabsatz.

Die synthetischen Riechstoffe regen den Hengst auch in Anwesenheit seiner Stuten kaum zum Flehmen an.

Nachdem die natürliche Harnprobe mit einigen Tropfen der Probe 1 imprägniert worden war, flehmt der Hengst selbst beim Beriechen der natürlichen Probe nicht mehr. Der Geruch des künstlichen Riechstoffes, der selbst für die menschliche Wahrnehmung intensiver wirkt als der Geruch des natürlichen Harns, überdeckt den Eigengeruch des rossigen Harns.

Vielleicht wirken die starken Gerüche deshalb abweisend, weil sie die feine Nase der Makrosomen als "schmerzvoll" empfindet.

In einem weiteren Versuch wird die Auslösung des Flehmens mit Scheidensekreten artfremder brünstiger Tiere getestet. Ebenso wird in diese Untersuchung Harn artfremder Tiere mit einbezogen.

Von folgenden weiblichen Tieren werden einem Pony-Hengst Scheidenabstriche und Harnproben vorgehalten:

Tabellarische Übersicht über die Häufigkeit des Flehmens

Tierart	Flehmen auf Scheidenabstriche	Flehmen auf artfremden Harn
Esel	+++	++
Tapir	+++	++
Hochlandrind	+++	++
Schaf	+++	++
Schwein	nicht vorgelegt	+
Kaninchen	+	-
Schakal	nicht vorgelegt	-

Tabelle 16

Zeichenerklärung:

- kein Flehmen
- + seltenes Flehmen
- ++ häufiges Flehmen
- +++ sehr häufiges Flehmen

Diskussion

Das Beriechen der Scheidensekrete brünstiger Weibchen näherer und weiterer systematischer Verwandtschaft führt genauso häufig zum Flehmen wie die Scheidensekrete der eigenen Art. Die geruchlichen Komponenten müssen also nicht streng artspezifisch sein und sich bei nahe verwandten Arten kaum unterscheiden. Scheidensekrete eines brünstigen Kaninchenweibchens wirken geringer. Eine Bestätigung der Tatsache, daß mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad sich die geruchlichen Bestandteile der sexuellen Duftstoffgemische verändern (Frank 1953).

Der Harn artfremder Tiere führt, soweit es sich um Ungulaten handelt, ebenfalls relativ häufig zum Flehmen. Er scheint aber als Auslöser für weiteres Paarungsverhalten weit weniger geeignet zu sein als der Harn der artgleichen Weibchen. Eine Bestätigung für die von Backhaus (1961) gemachte Beobachtung, daß der Giraffenbulle den Harn von Elen-Antilopen beriecht, der Geruch aber keine Auslöser für weiteres Paarungsverhalten bedingt.

Wesentlich seltener und schwieriger ist mit Schweineharn das Flehmen herbeizuführen. Der Geruch des Raubtierharns ruft eindeutig Abwehrverhalten hervor. Vielfach flüchtet der Hengst bei Annäherung einer derartigen Probe.

Anhand einer tabellarischen Übersicht soll noch angegeben werden, welche natürlichen und chemischen Riechstoffe beim Beriechen noch das Flehmen bewirken.

Die Proben werden entweder auf Filterpapier gegeben und dann vorgelegt, oder es wird mit einem Sprühapparat der Duftstoff verbreitet.

Riechstoff	Esel	Pony	Zwerg- Zebu	Tapir	Schaf
Menschenharn	+	+	-	+	+
eigener Harn	++	++	++	++	++
Raubtierkot	-	-	-	-	-
eigener Kot	+	+	+	+	+
Schweiß	+	-	-	-	+
Blut	-	-	-	-	-
Präorbital- drüsensekret	-	-	-	-	+
Nackendrüsensekret	-	-	-	-	-
Chloroform	+	-	-	-	-
Toluolmoschus	-	-	-	-	+
Kapronsäure	+	-	-	+	-
Skatol	-	-	-	-	-
Äther	+	+	-	-	-
Trimethylamin	++	++	+	+	++
synthetischer Pferdestallgeruch	-	-	-	-	-
synthetischer Schweißgeruch	-	+	-	-	+
Tabakgeruch	-	-	-	-	-
Nitrobenzol	+	+	+	-	+

Tabelle 17

Zeichenerklärung:

- kein Flehmen
- + seltenes Flehmen
- ++ häufiges Flehmen
- +++ sehr häufiges Flehmen

Diskussion

Von allen Ausscheidungen hat der Harn, neben den Genitalsekreten, die stärkste Bedeutung für die Auslösung des Flehmens. Der Kot spielt eine weit- aus geringere Rolle. Bei aufmerksamer Beobachtung findet man, daß häufig an den Kotstellen geflehmt wird, die vorher bereits mit Harn markiert wurden, so daß auch hier in erster Linie auf die geruchliche Wirkung des Harns hin geflehmt wird.

Von den chemischen Stoffen haben für das Flehmen nur Trimethylamin, Capronsäure und Nitrobenzol gewisse Bedeutung. Es wäre anzunehmen, daß auf Trimethylamin aus dem Grunde das Flehmen gezeigt wird, weil dieser Stoff in den Geschlechtswegen weiblicher Säugetiere nachgewiesen ist.

B. Das Flehmen bei Jungtieren

Da einem Tier im allgemeinen bestimmte Verhaltensmuster dann zur Verfügung stehen, wenn es diese zur Arterhaltung benötigt (Eibl-Eibesfeldt 1967), ist es nicht verwunderlich, daß bei den geschlechtsreifen Tieren das Flehmen eben dann im Komplex der sexuellen Verhaltensweisen vorhanden ist, wenn die Individuen in den Funktionskreis "Fortpflanzung" eintreten.

Das Flehmen tritt aber bereits sehr viel früher in Erscheinung, zu einem Zeitpunkt schon, zu dem das Tier am Fortpflanzungsgeschehen noch nicht beteiligt ist. In der postembryonalen Entwicklung ist das Flehmen anfangs noch "ungerichtet" und bar jeder Funktion. Antonius (1937) sah schon ein Tag alte Fohlen flehmen, wenn diese zum erstenmal mit Artgenossen in Kontakt kommen. Die Flehmgebärde kann sofort, auch wenige Stunden nach der Geburt, mit vollen Intensität auftreten. Bei einem im Februar 1963 geborenen Zwergzebu-Kalb, das sofort mit den Eltern läuft, wird das Flehmen am 5. Tag nach der Geburt intensiv mit 18 sec Dauer beobachtet. Unklar ist dabei, von welchem Geruchsstoff das Flehmen bewirkt wurde.

Ein Zwergesel (geboren am 13. 7. 1965) zeigt das Flehmen noch am Tage der Geburt, als ihm stark riechende Substanzen wie Skatol und Toluolmoschus zum Beriechen vorgegeben wurden. Über ähnliche Beobachtungen, das frühe Auftreten der Flehmgebärde betreffend, berichten Schneider (1936) und v. Richter (1965) beim Tapir, wobei das erstmalige Auftreten mit 2 1/2 Monaten und mit 43 Tagen nach der Geburt angegeben wird. Dabei wird besonders hervorgehoben, daß beim Tapir in den ersten Wochen das Flehmen nicht auftritt.

Goethe (1939) bemerkt über einen 4 bis 5 Monate alten Widder, daß das Flehmen nun schon häufig gezeigt wird. Nach 5 bis 6 Monaten - Schafe werden bereits im ersten Lebensjahr geschlechtsreif - zeigt dieser Widder das Flehmen auch beim Verfolgen von weiblichen Schafen.

Pilters (1954) betont das frühe Auftreten bei den Tylopoden, und Kurt (1968) datiert das erste Auftreten des Flehmens bei Rehen im Alter von 5 Monaten.

Die Beobachtungen an dem erwähnten Eselhengstfohlen ergeben, daß das anfänglich äußerst selten gezeigte Flehmen während der 5-monatigen Beobachtungszeit in seiner Häufigkeit zunimmt.

Das Flehmen, das erst viele Monate später "biologisch zweckmäßig" wird, tritt also bereits lange vor Erreichen der Geschlechtsreife auf. Eine Parallele zu diesem Verhalten stellen die frühen Aufreitversuche von Jungtieren dar (Büchlmann 1950, v. Lehmann 1963), zu einem Zeitpunkt weit vor Erlangen der Fortpflanzungsfähigkeit.

Daß es sich beim Flehmen um eine angeborene Verhaltensweise handelt, bestätigt ein Kaspar-Hauser-Fohlen (Grzimek 1949), das am 46. Tag beim Beriechen eines Artgenossen flehmt.

Zwei weitere Fohlen äußern, ohne Beeinflussung von seiten des Autors, das Flehmen zum erstenmal am 3. und 7. Tag. Die Formkonstanz der dann öfter geäußerten Flehmgebärde spricht ebenfalls für eine angeborene Instinktbewegung.

Das Flehmen entwickelt, sich ganz gleich, ob der später adäquate Reiz wie Harn und Scheidenschleim schon vorhanden ist oder nicht.

Bei Jungtieren kann die Gebärde leicht ausgelöst werden, auch mit Geruchsstoffen, die später nicht mehr wirksam sind. Die in Tab. 14 (S. 98) bei Alttieren nicht wirksamen synthetischen Duftstoffe führen bei dem beobachteten Eselhengst bis zum 4. Lebensmonat zum Flehmen.

Prüfung einiger Duftstoffe bei einem Eselhengst-Fohlen:

Geruchsstoff	Lebensmonat					
	1.Mon.	2.Mon.	3.Mon.	4.Mon.	5.Mon.	6.Mon.
Salicyldehyd	+	+	+	+	+	+
Toluolmoschus	+	+	-	-	-	-
Skatol	+	+	-	(+)	-	-
Äther	+	+	+	+	+	+
Chloroform	+	+	+	+	+	+
Nitrobenzol	+	+	+	+	+	+
Tabakgeruch	+	+	-	-	-	(+)
eigener Harn	+	+	+	+	(+)	++
Stutenharn	+	+	+	++	+++	++
arteigener Kot	+	+	+	+	+	+
Raubtierkot	-	-	-	-	-	-
Scheidensekret	+	+	+	+	++	++

Tabelle 18

Zeichenerklärung:

- kein Flehmen
- + seltenes Flehmen
- ++ häufiges Flehmen
- +++ sehr häufiges Flehmen

Harn- und Kotgeruch sowie der Geruch von Scheidensekreten bewirken bis ins 4. Lebensmonat keinesfalls ein intensiveres und häufigeres Flehmen.

Die chemisch definierten Duftstoffe, die später fast keine auslösende Wirkung mehr haben, führen in den vier Lebensmonaten in gleicher Weise zum Flehmen.

Pilters (1954) findet bei den Tylopoden, daß das Flehmen auf Kot- und Harngeruch erst in der 4. bis 5. Lebenswoche auftritt, während vorher ebenfalls viele andere Gerüche zum Flehmen führen.

Bei dem Eselwohl und auch bei beobachteten Schafen wird in den ersten Lebenstagen schon beim Beriechen von Harn geflehmt. Ab dem 5. Lebensmonat tritt eine deutliche Zunahme in der Häufigkeit des Flehmens nach Beriechen auf Harn- und Scheidensekretgeruch auf, während stark riechende Substanzen ihre Wirksamkeit verlieren.

Raubtierkot (Löwen- und Hyänenkot) wirkt von Anfang an nicht flehmenauslösend.

Das Flehmen wird in den ersten Lebenswochen von den im Funktionskreis "Fortpflanzung" spezifischen Duftreizen nicht oder nicht häufiger ausgelöst; es ist von den adäquaten Geruchsreizen noch weitgehend unabhängig.

Ein junger Tapir verhält sich den spezifischen Geruchsreizen gegenüber indifferent, vielfach sogar ablehnend. Die brunstindizierenden Duftstoffe scheinen für das Jungtier noch vollkommen bedeutungslos zu sein. Gleiches vermerkt Dieterlein (1959) bei Goldhamstern, wo auch auf Sexualdüfte erst später reagiert wird. Aus dieser Tatsache wird geschlossen, daß der Geruchssinn abschnittsweise "erwacht", wobei die dem Funktionskreis zugeordneten Verhaltensweisen in einer bestimmten Reihenfolge heranreifen und dann in dem Augenblick funktionsstüchtig werden, in dem sie biologisch sinnvoll sind.

Die angeborene Verhaltensweise wird vollkommen unspezifisch geäußert, bedarf also einer Reifung und erlangt erst mit zunehmendem Alter für das Tier die richtige Bedeutung. Damit verbunden ist dann sicherlich auch eine Schwellenerhöhung. Das Jungtier muß den Wert der Duftstoffe für die intraspezifische Kommunikation erst erlernen; es wirken also angeborene und erlernte Anteile in diesem Verhalten zusammen im Sinne einer Instinkt-Dressur-Verschränkung (Lorenz 1943). Das für das Jungtier funktionslose Flehmen erlangt erst für das adulte Tier in der Sexualsphäre Relevanz (Altersspezifität).

Ob Hengste früher flehmen als Stuten, wie Pilters (1954) für Tylopoden-Jungtiere angibt, kann aufgrund der angestellten Beobachtungen an Jungtieren beiderlei Geschlechts nicht bestätigt werden.

Es zeigt sich nur, daß in den ersten Lebensmonaten das Reaktionsschema auf den brunstanzeigenden Duftstoff noch nicht stabilisiert ist; es ist bei der Äußerung des Flehmens mit Sicherheit noch kein Bezug zum Sexualverhalten vorhanden. Erst die Erfahrung zeigt, welche Funktion den einzelnen Geruchsstoffen in bestimmten Situationen zukommt. Diese olfaktorische "Schematenerweiterung" erfolgt mit zunehmendem Alter eine Einengung und wird zielgerichtet. Die Flehmgebärde als Ausdruck auf olfaktorische Reize ist angeboren, der Zweck und der Gebrauch sind erfahrungsbedingt.

C. Bemerkungen zur Funktion des Flehmens

Einen allerersten Versuch zur Deutung dieses Phänomens unternimmt Günther (1837), der die Aufgabe des Flehmens darin sieht, die eindringende Luft speziell in den oberen Nasengang und nach der Regio olfactoria zu leiten, wodurch der Geruchssinn verstärkt werden soll. Das Flehmen soll die Sensibilität der Nase erhöhen, und es wird daher mit dem Vorgang des Witterns in Verbindung gebracht.

Müller u. Schwarznecker (1879) bemerken, daß das Flehmen beim Beriechen der Ausscheidungen der weiblichen Tiere geäußert wird. Sie geben nun den Pferdezüchtern überraschend den Rat, das Beriechen der Ausscheidungen zu unterbinden, da sie gesehen haben, daß ein Hengst das bereits erigierte Glied wieder einzieht. Dazu muß gesagt werden, daß es möglich ist, wenn der Hengst "aus der Hand" springt, und das Paarungsverhalten nicht konsequent ablaufen kann, der Hengst momentan durch das Beriechen der "Brunststoffe" vom Decken abgelenkt wird.

Beide Autoren verbinden aber bereits diese Gebärde mit dem Sexualverhalten.

Der Deutung, daß es sich um eine Art "Wittern" handeln soll, widersprechen Schmaltz (1921) und Schneider (1932). Schneider hält das Flehmen für eine Ekelbewegung, die im sexuellen Funktionskreis eine Lustbetonung erfährt. Viele Beobachtungen in der Folgezeit stehen diametral zu dieser Auffassung (Walther 1960, 1966, v. Richter 1965). Bei vielen Tieren sind dazu noch eigenständige Ekelbewegungen ausgebildet (Pilters 1954). Auch das immer wieder auftretende aktive Aufsuchen der Geruchs-

quelle, wie auch die Verhaltensweisen des Harnforderns (Backhaus 1961) und die gezeigten Flehmserien widerlegen die Deutung als Ekelbewegung.

Heute herrscht Einstimmigkeit darüber, daß es sich beim Flehmen um ein chemoreceptorisches Prüfen der Ausscheidungen handelt, das zu einer Information über den Östrus-Zustand der weiblichen Tiere führt (Backhaus 1961, 1964, Banks 1964, Dagg 1958, Geist 1963, Kerruish 1955, Ripley 1952, Schenkel 1966, Trumler 1958).

Die experimentellen Untersuchungen (Tab. 5, S. 68) beweisen, daß das männliche Tier in der Lage ist, aufgrund der unterschiedlichen Qualität des Harns und des Auftretens von Duftstoffen in den Scheidensekreten den nahenden Östrus olfaktorisch zu erkennen. Das männliche Tier hat die Fähigkeit einen spezifischen Brunststoff heraus zu riechen, und sein Verhalten nach dem Vorhandensein dieses Stoffes auszurichten.

Nach dem Flehmen auf Beriechen eines nicht brünstigen Weibchens kann das Männchen das Interesse an dem weiblichen Tier verlieren, wird jedoch ein brünstiges Weibchen berochen, werden sofort weitere sexuelle Verhaltensweisen folgen.

Dagg (1958) vermutet, daß die veränderte hormonale Zusammensetzung des Harns während der Brunst olfaktorisch untersucht wird. Dieser Meinung schließe ich mich nicht an, obwohl die geruchliche Wahrnehmbarkeit der Hormone als erfüllt gelten kann (Beach 1948, Le Magnèn 1952). Das Auftreten der Hormone bewirkt die Förderung der Sekretion der intra-genitalen Drüsen, wodurch brunst-indizierende Duftstoffe abgeschieden werden, die die qualitative Veränderung der Scheidensekrete und des Harns bedingen. Backhaus (1961) diskutiert chemische

Substanzen, die bei der Eireifung frei werden als die Stoffe, die beim Flehmen identifiziert werden sollen.

Die Brunststoffe wirken über die Artgrenze hinaus, nehmen in ihrer Wirksamkeit aber zunehmend ab, je weiter verwandschaftlich entfernt die Tiergruppen stehen. Die olfaktorischen Reize wirken im Paarungsverhalten als "Initialzündung", wobei durch das Auftreten des Brunststoffes der Zeitpunkt und der Ablauf des spezifischen Paarungsverhaltens determiniert werden. Durch das Flehmen erhält das männliche Tier Aufschluß über die zeitlich veränderten Zustände.

Das Flehmen stellt eine eigenständige Verhaltensweise dar, die nicht von anderen Ausdrucksbewegungen abgeleitet werden kann. Allerdings kann das Flehmen in andere Ausdrucksbewegungen, wie Drohen, Gähnen und Faun Gesicht nachfolgend übergehen.

Es stellt neben dem olfaktorischen Aufschluß für das Weibchen eine Schutzeinrichtung dar, die besonders bei stark treibenden Arten von Bedeutung ist, da das Weibchen in der Zeitspanne, in der das Flehmen abläuft, eine "Verschnaufpause" erhält. Da diese Zeitspanne bis zu 30 sec betragen kann, hat dieser Verzug im Treiben (Backhaus 1958) eine retardierende Wirkung im Paarungsablauf, wobei bei der sexuellen Begegnung aktivierte Angriffs- und Fluchttendenzen (Baerends 1966) umgeschaltet werden. Daß das Weibchen einen "gewalttätigen Angriff" bremsen will, sehe ich darin, daß hier ähnlich wie bei Angstzuständen immer wieder Harn abgesetzt wird, wobei die Abgabe mit physiologischer Miktion nichts zu tun hat. Das darauf erfolgende Flehmen führt zur Umpolung des aggressiven Verhaltens.

Die Folgereaktionen nach dem Flehmen aufgrund der erhaltenen Information zeigen, daß die bisher diffuse Erregung gerichtet wird und das Interesse des männlichen Tieres sich nun auf das brünstige Weibchen konzentriert. Es erfolgt eine Synchronisation der Verhaltensabläufe, die, wie Backhaus (1961) und Ripley (1952) meinen, dazu führt, daß beide Geschlechter gleichzeitig reife Geschlechtszellen führen.

Die soziale Leistung des Flehmens besteht darin, daß die Weibchen, angeregt durch den optischen Eindruck dieser Ausdrucksbewegung, vermehrt Harn absetzen und ihre Verhaltensweisen den Männchen gegenüber aktivieren. Die strenge Synchronisation der Verhaltenssequenzen führt dann zur Kohabitation in einem für die Befruchtung günstigen Zeitpunkt.

Das Flehmen erfüllt aber nicht nur eine Testfunktion, sondern übt auf Artgenossen auch eine Signalwirkung aus, obwohl diese nicht ermittelt werden konnte (Zeeb 1959, Banks 1964).

Eine Signalwirkung, adressiert an Artgenossen, halte ich auf jeden Fall für gegeben, wobei die Wirkung des Flehmens auf männliche Artgenossen anders ist als auf weibliche. Das Flehmen hat über die olfaktorische Testfunktion hinaus eine Funktionserweiterung erfahren im Sinne einer innerartlichen Signalfunktion.

Beobachtungen an Schafen zeigen, daß jüngere Böcke flehmenden älteren Tieren aus dem Wege gehen und das Flehmen so als optische Ausdrucksbewegung abweisend wirkt. Das Vornehmen genitaler Kontrollen und das Flehmen stellt ein Vorrecht des stärksten Bockes, in ähnlicher Weise auch bei Equiden, dar, wobei das am brünstigsten erscheinende weibliche Tier für jüngere Artgenossen "tabuiert" wird.

Das Flehmen wirkt wie eine Drohbewegung, die durch das Kopfaufrichten und durch die Ohrenstellung gemildert wird, aber dennoch ihren abweisenden Charakter beibehält. Nach Backhaus (1958, 1961), Scherf (1961) und Schenkel (1966) besteht zwischen dem Flehmen und der Rangordnung eine Beziehung, wonach das Flehmen nur dem ranghöchsten Tier in der Brunst zukommt.

Den Weibchen gegenüber wird durch die optische Ausdruckskraft dieser Gebärde die sexuelle Kontaktbereitschaft angezeigt.

Dieser Deutung widerspricht keineswegs die Tatsache, daß auch von den Weibchen die Flehmgebärde gezeigt wird. Dieses Verhalten wird auf Ambivalenz zurückgeführt, ähnlich wie auch das Aufreiten von weiblichen Tieren auf männliche oder weibliche Artgenossen häufig vorkommt (Cordts 1953, Filters 1954, Antonius 1955, Trumler 1958, Walther 1958, 1960, Haas 1959, v. Lehmann 1963). Die Möglichkeit, daß "jedes Individuum nicht nur die vollständige Ausstattung der arteigenen geschlechtsgebundenen Triebhandlungen seines eigenen Geschlechts, sondern dazu noch, normalerweise latent, die geschlechtlichen Triebhandlungen des anderen Geschlechts besitzt", erwähnt Lorenz (1935). Dazu ergänzend führen Bane und Bonnadonna (1958) an, daß die typischen Elemente des Paarungsverhaltens (Aufreiten) nicht rein geschlechtsspezifisch sind, sondern auch bei weiblichen Tieren auftreten.

D. Die Beziehungen zwischen dem Flehmen und dem
Jacobsonischen Organ (Organon vomero-nasale
Jacobsoni)

Anatomische und ethologische Befunde

Nach dem experimentellen und verhaltenskundlichen Befunden erfüllt das Flehmen eine olfaktorische Testfunktion. Es ist nun daher zu klären, welches Sinnesorgan für die Wahrnehmung und Prüfung der olfaktorischen Reize kompetent ist.

Die Regio olfactoria nasi kommt für diese Funktion nicht in Frage, da physiologisch bei stillstehender Atmung (vgl. S. 38 ff.) und damit in der Nasenhöhle sistierender Luft keine Geruchseindrücke vermittelt werden.

Die Arretierung der Atmung (Schneider 1932) läßt sich eindeutig bei den Equiden feststellen, die während des Flehmvorganges die Nasenlöcher verschließen und von denen zudem noch bekannt ist, daß sie aufgrund eines Gaumensegels durch das Maul nicht atmen können.

Vor Ausbildung der Flehmgebärde erfolgt natürlich bei intakter Atmung die Wahrnehmung der zu prüfenden Geruchsstoffe und somit auch die Anlockung zu den Stellen, die als Ursache der Duftemissionen aufzufassen sind. Die Geruchsstoffquelle ist somit vor dem Flehmen bekannt, ja sie bildet den Anlaß zum Flehmen. Die Wahrnehmung der Reizsituation (Neuhaus 1953) äußert sich dann im Flehmen.

Starkes und intensives Einatmen der Geruchsstoffe, häufig mehrmals hintereinander, gewährleistet, daß diese beim Atmen mit dem Duft-Luftstrom die Regio olfactoria nasi

mit den Rezeptoren erreichen. In dem Augenblick aber, in dem die Flehmgebärde ausgebildet wird, ist die Atmung arretiert, und jeder Geruchseindruck entfällt.

Die Untersuchung bzw. Prüfung der Duftstoffe ist daher beim Flehmen mit der Regio olfactoria nasi nicht möglich, und das Flehmen, das ja gerade in den Situationen geäußert wird, in denen eine olfaktorische Information zweckmäßig ist, wäre daher als "Antwort auf die vorliegenden Geruchsreize" sinnlos.

Da aber ohne Zweifel eine direkte Beziehung zu einem olfaktorisch-sensorischen System vorliegt, kommt in Verbindung mit dem Flehmen nur das Jacobsonsche Organ (= J.O.) als "analysierendes" Organ in Betracht.

Als erster weist zur Strassen (aus Schneider 1934), der erkannt hat, daß gerade die Säuger, die ein gut ausgebildetes J.O. besitzen, auch das Flehmen ausgeprägt zeigen, auf diese mögliche Beziehung hin; Knappe (1964) hat die Anregung aufgegriffen und versucht, aufgrund ethologischer und anatomischer Befunde hypothetisch diese Beziehung zu untermauern.

Alle Ungulaten haben, wie sich bei anatomischen Untersuchungen zeigt (Jacobson 1911, Gratiolet 1845, Balogh 1860, v. Brunn 1892, Broom 1898, Christie-Lindie 1914, Minett 1925), ein sehr gut entwickeltes J.O., dem nicht ohne weiteres jede Funktionstüchtigkeit abgesprochen werden darf (Broman 1920), zumal die anatomische und physiologische Diagnose eines Sinnesorgans über das, was es zu leisten vermag, noch nichts darüber aussagt, was es in bestimmten Situationen auch wirklich leistet (Tembrock 1964).

Zwischen der Leistungsfähigkeit des normalen Riechvermögens eines Tieres und der Ausbildung und Funktion des

J.O. besteht dabei allerdings keine direkte Beziehung, obwohl die olfaktorische Funktion des J.O. aufgrund der anatomischen Ergebnisse als gesichert gelten darf.

Bei den Säugetieren tritt das J.O. als eine paarige, tubulöse Struktur auf, die in der Pars respiratoria der Nasenhöhle, nahe der Nasenscheidewand zu beiden Seiten des Vomer liegt. Das Organ ist von einem dünnwandigen, hyalinen Knorpel (*Cartilago vomero-nasalis*) rohrartig eingehüllt (Zuckerkanal 1908, Christie-Lindie 1914).

Das J.O. stellt eine Differenzierung der Nasenhöhle dar und kann als ein spezialisierter Teil des olfaktorischen Systems angesehen werden (Fleischer 1878, Beard 1889, Seydel 1895, Peter 1906, Romer 1966).

Zu Beginn des ventralen Nasenganges, bei Equiden und Tapiren in Höhe des Eckzahnes, findet sich der spaltförmige Eingang in den schräg oro-ventral verlaufenden Ductus naso-palatinus (= *D. incisivus*), der sich, außer bei Equiden (Jacobson 1811), Kamelen (Minett 1925) und Giraffen (Gratiolet 1845), mit einer stets sehr engen Öffnung am Gaumen in der Papilla incisiva in die Mundhöhle eröffnet.

Bei der Sektion einer Giraffe im Nürnberger Tiergarten wird das krasse Gegenteil des von Gratiolet (1845) und Herzfeld (1889) mitgeteilten Verlaufes des Ductus naso-palatinus festgestellt. Der Nasen-Gaumen-Gang (Stenson-scher Gang = *D. naso-palatinus*) verbindet zwar nicht die Mund- und die Nasenhöhle, da er einseitig oblitert ist, aber nicht, wie Gratiolet (1845) meint, ventral, d. h. am unteren Abschnitt des Ductus naso-palatinus, sondern dorsal, so daß die halbmondförmige Öffnung des Ductus naso-palatinus mundhöhlenseits und nicht im

Cavum nasale liegt. Der Verlauf des Ganges kann mit einer Sonde deutlich verfolgt werden. Der Gang steigt schräg aboral auf, bricht aber nicht in die Nasenhöhle durch.

Vom Ductus naso-palatinus zweigt nahe seiner Mündung der 6 cm lange Jacobsonsche Gang ab, der zum J.O. führt.

Die Mündungen des J.O. sind durch ihre Lage im Gaumenskelett vor Zungendruck geschützt.

In der Nasenhöhle mündet der Ductus naso-palatinus dicht an der Nasenscheidewand (Ellenberger-Baum 1943). Der im Inneren des J.O. liegende Hohlraum ist lateral von Epithel ausgekleidet, das identisch ist mit dem der Regio respiratoria, während die mediale Wand der Regio olfactoria identisches Epithel als Intima besitzt.

Das mediale Epithel besteht aus typischen Riechsinneszellen (Balogh 1860, Leydig 1872, Kölliker 1877, Klein 1881, Herzfeld 1889, v. Brunn 1892, v. Lenhossek 1892, Retzius 1894, Schieferdecker 1896, Read 1908, Addison und Rademaker 1927), während das laterale Epithel aus Flimmerzellen besteht.

Das Lumen des J.O. kann durch erektilen Gewebe, das sich in der lateralen Wand befindet (Piana 1880, Klein 1881, 1882, Herzfeld 1889), in Abhängigkeit von der Füllung mit einem Sekret aus serösen Drüsen (Klein 1881, 1882, Seydel 1895) verengt oder erweitert werden.

Die laterale Wand zeigt einen mehrschichtigen Aufbau, indem auf die Flimmerzellenschicht noch eine subepitheliale Schicht und eine Schicht cavernösem Gewebes folgt. Wesentlich ist die Drüsenschicht, deren Sekrete stets das Lumen des J.O. ausfüllen (Klein 1881, Seydel 1895, Kerkhoff 1924, Broman 1920). Das J.O. enthält daher nie

Luft, wofür schon die unzulängliche Lage der Öffnungen des J.O. spricht.

Diese Sekrete übernehmen die Rolle des Transportmediums für die Geruchsstoffe. Negus (1956) stellt die Rolle der serösen Flüssigkeit als Transportmittel für die Duftstoffe in Frage; er überträgt diese Aufgabe dem Medium "Luft".

Nach Ellenberger-Baum (1943) gelangt die seröse Flüssigkeit aus organeigenen acinösen Drüsen (Anton 1895), aber auch aus Tränen- und Nasenhöhlendrüsen, sowie aus in die Mundhöhle mündenden Drüsen in das J.O.

Mihalkowics (1899) hält gerade die organeigenen Drüsen für die Funktion des J.O. besonders wichtig. Das Sekret soll von den in der lateralen Wand des J.O. befindlichen Flimmerzellen (Kölliker 1877, Klein 1881, 1882) von innen nach außen geschafft werden.

Leydig (1872), der als erster das J.O. exakt histologisch untersucht hat, meint, daß das Flimmerepithel die Grenze des engen Lumens des Organs bildet.

Das J.O. mündet oral in den Ductus naso-palatinus und endet aboral blind. Der Ausführgang des Ductus naso-palatinus liegt ganz vorne am Gaumendach; er verläuft zwischen dem Praemaxillare und dem Maxillare, genau dort, wo bei phylogenetisch älteren Tiergruppen die primären Choanen ausmünden.

Die Innervation des Organs spricht für eine olfaktorische Funktion. Das Organ wird von Nerven versorgt, die im Bulbus olfactorius enden (Seydel 1895, McCotter 1912).

Leydig (1872) und Mihalkowics (1899) bezeichnen den zum J.O. ziehenden Nerv als einen Nebenast des Nervus olfactorius; zusätzlich innervieren das J.O. noch sensible Zweige des Trigeminus (Lenhossek 1892). Döllken (1909) und Johnston (1913) führen die Nervenverbindung auf den

Nervus terminalis zurück, den Stephan (1965) als Nervus vomero-nasalis bezeichnet. Dieser Nerv mündet, ausgehend vom J.O., in den Bulbus olfactorius accessorius.

Einen direkten Zusammenhang zwischen dem Nervus terminalis und dem J.O. verneinen Podruschka und Firbas (1968).

Ariens Kappers (1936) führt an, daß vom J.O. auch Partien der Fila olfactoria ausgehen sollen. Die Ansprechbarkeit des Nervus vomero-nasalis und des Bulbus olfactoria accessorius weist Adrian (1954) durch Aktionspotentiale nach.

Der Ductus naso-palatinus kann von der Mundhöhle und bei den Rindern auch von der Nasenhöhle her temporär (Broman 1920) verschlossen werden.

Der das J.O. umschließende Nasenbodenknorpel, der von der Gegend des Eckzahns bis zur Gegend des 2. und 4. Backenzahns reicht, ist beim Pferd und Rind ungefähr 15 bis 20 cm lang und 1 bis 3 mm weit.

Die Geruchsstoffe gelangen beim Nasengeruchsorgan und beim J.O. auf unterschiedliche Weise zu den Rezeptoren, deren Anzahl in der Regio olfactoria nasi absolut größer ist, so daß auch die Funktion beider Geruchsorgane verschieden sein muß (Knappe 1964).

Für das Nasengeruchsorgan kommt die Luft als transportierendes Medium in Frage, während beim J.O. die Duftstoffe von den Sekreten aufgenommen und von diesen zu den Riechsinneszellen geleitet werden.

Normalerweise wird auf die üblichen Geruchsqualitäten das Nasengeruchsorgan in Funktion treten, während das J.O. nur auf spezifische Duftstoffe hin in ganz bestimmten Situationen bzw. Funktionskreisen zur Funktion gelangt.

Mihalkowics (1899) und Bakker (1939) heben bereits hervor, daß das J.O. spezifische, z. B. sexuelle Receptions-perceptionen vermittelt, wobei Bakker noch die Frage aufwirft, ob das J.O. nicht der olfaktorischen Differenzierung der Sexualphasen in der Brunstzeit dient.

Bei Schlangen und Eidechsen ist das J.O. ein feineres Sinnesorgan als das eigentliche Geruchsorgan und dient primär dem Aufsuchen und Erkennen der Beute (Leydig 1872, Whright-Ramsey 1883, Herrick 1921, Kahmann 1932, 1939, Pearlman 1934, Noble und Kumpf 1936, Wilde 1938).

Der Mechanismus des Nasengeruchsorgans ist im Vergleich zur Wirkungsweise des J.O. unkomplizierter, da die duftstoffbeladene Luft hier praktisch mit jedem tiefen Atemzug an die Sinneszellen der Regio olfactoria nasi gelangt. Beim J.O. dagegen wird die mit Duftstoffen beladene mucöse Flüssigkeit erst durch Kontraktion des lateral gelegenen erektilen Gewebes aus der Nasen-, wahrscheinlich auch aus der Mundhöhle, durch den Ductus naso-palatinus in das vergrößerte Lumen des J.O. angesaugt.

An Versuchen, die Leistung dieses Organs zu ergründen, hat es nicht gefehlt.

Jacobson (1811), der das Organ als erster bei Tieren entdeckte, beim Menschen war es früher bekannt, sieht die Leistung des "accessorischen Riechorgans" darin, die Nasenschleimhaut feucht zu halten. Cuvier, der das Organ der Anatomischen Gesellschaft zu Paris vorstellte, sieht die Funktion darin, schädliche Nahrung von unschädlicher zu unterscheiden. Diese Meinung wurde von nachfolgenden Autoren (Rosenthal 1827) weiter übernommen, bis Kölliker (1877) widerspricht und statt dessen behauptet, daß das J.O. die chemische Zusammensetzung körpereigener Säfte kontrolliert.

Mihalkowics (1900) und Piana (1880) halten die Riechfunktion für gegeben, nur ist nicht klar, auf welche Gerüche das J.O. anspricht, während Kathriner (1900) dem J.O. zwar eine wichtige Bedeutung zuerkennt, aber diese nicht in der Riechfunktion sieht. Broman (1920) hält das J.O. für das "an das Landleben accommodierte alte Wassergeruchsorgan der Wirbeltiere".

Zuckerlandl (1908) gesteht, daß es nicht an unbewiesenen Behauptungen fehlen würde, "wobei die Angaben über die Funktion des J.O. Vorstellungen ausdrücken, welche die Anatomen sich nach dem Bau, der Topik und den Verbindungen des Organs gebildet haben".

Eine Beziehung des J.O., die zu untersuchen sich lohnt, stellen zur Strassen und Knappe (1964) zum Flehmen der Ungulaten her.

Durch die Ausbildung der Gebärde werden die Tiere in die Lage versetzt, das normalerweise nicht in Funktion tretende J.O. zum langsamen und intensiven Prüfen von sexuell relevanten Duftstoffen gebrauchen zu können.

Das langsame Riechen (Mihalkowics 1899) ist, da das Flehmen in ungefährdeten Momenten abläuft, ohne Gefahr mehrmals hintereinander für das flehmende Tier möglich.

Das Riechen und Testen mit dem J.O. stellt einen konzentrierten und intensiven olfaktorischen Vorgang dar, der über mehrere Sekunden ablaufen kann, ohne daß andere Sinneseindrücke ablenkend wirken.

Eine unbewiesene Möglichkeit der Funktion wäre darin zu sehen, daß hochgradig sexuell erregte Tiere eine Abschwächung des normalen Geruchsvermögens erfahren und daher die Prüfung der Duftstoffe durch das normalerweise untergeordnete J.O. erfolgt.

Durch das Hochziehen der Oberlippe und Aufwölben der Nasenweichteile wird die nasale Öffnung des Ductus naso-palatinus und auch die orale Öffnung des J.O. gedehnt. Das Lumen des J.O. kann weiterhin durch Kontraktionen der glatten Muskulatur (Piana 1880, Klein 1881, 1882, Herzfeld 1889) und durch das Abklingen der Schwellung des orektilen Gewebes in der lateralen Wand des Schleimhautrohres vergrößert werden, so daß auf diese Weise durch die Pumpfunktion des Schwellgewebes (Broman 1920, Hämlin 1929) Geruchspartikel mit den Sekreten eindringen können und an die mit Rezeptoren versehene mediale Wand des Organs gelangen.

Bei Blutdruckerhöhung erfolgt ein Auspressen der serösen Flüssigkeit, da der Schwellkörper das Lumen verengt, während bei Erniedrigung des Blutdruckes die Sekrete eingesaugt werden.

Seydel (1895) diskutiert die Möglichkeit, daß durch Diffusion die Riechstoffe durch die Sekrete an das olfaktorische System gelangen, während Broman (1920) dieser Ansicht den nach außen gerichteten Sekretstrom entgegenhält.

Durch die Erweiterung des Lumens ist aber der Druck im J.O. verringert, und die Geruchsstoffe können angesaugt werden. Das Ansaugen der Sekrete aus der Organmündung ist möglich, wenn sich der glatte Muskel der lateralen Wandung kontrahiert (Kontraktionsphase). Von der Öffnung des Jacobsonischen Ganges bis zum distalen aboralen Abschnitt des Organs befindet sich medial Riechsinnesepithel, an das in der Kontraktionsphase die zu prüfenden Duftstoffe gelangen. In der Erektionsphase (Kahmann 1939) werden die mit Duftstoffen blockierten Sekrete aus dem J.O. entfernt und so das Organ für neuere Duftstofftests präpariert.

An die Stelle des erektilen Gewebes kann bei manchen Tieren, hauptsächlich bei den Ungulaten, eine große schwellbare Vene treten.

Durch das Heben des Kopfes aus der Normallage in die beschriebene Schräglage wird der aboral ansteigende Ductus naso-palatinus und auch das J.O. horizontal gestellt, um einen möglichen Rückfluß der mit Duftstoffen beladenen Sekrete zu verhindern. Zudem wird noch durch die Schräglage des Kopfes erreicht, daß der Ausführgang des oralen Ductus naso-palatinus direkt zur Duftstoffquelle weist. Das letztere wird bei den Equiden und Kamelen hinfällig, da die orale Mündung des Nasen-Gaumen-Ganges verwachsen ist und die Duftstoffe nur durch die Öffnungen des Ganges im ventralen Nasenteil zum J.O. gelangen. Durch eine schmale Rinne im ventralen Nasengang (Lautenschlager 1934) wird das Sekret der Nasendrüsen zu den Öffnungen des Ductus naso-palatinus gebracht.

Mihalkowics (1899) bemerkt, daß die Kommunikation wegen der engen Mündung des Ductus naso-palatinus behindert ist; dieser Schwierigkeit wird durch die beim Flehmen bewirkten Veränderungen in der Nasenhöhle begegnet.

Der Stillstand der Atmung bewirkt, daß während der Flehdauer keine Luft die Regio olfactoria nasi passieren kann und daher während der Dauer des Flehmvorganges keine Geruchsempfindung vorliegt. Es ist aber außer Zweifel, daß das Hinführen und die erste noch nicht analysierende Empfindung von der Regio olfactoria nasialis erfolgt. Dies zeigt sich auch darin, daß erst dann geflehmt wird, wenn sich das Tier in unmittelbarer Nähe der Stelle der Duftstoffemissionen befindet. Die Erkennung und Identifizierung der Duftstoffe erfolgt erst in der Nähe der Reizquelle durch das dem langsamen Riechen dienende J.O.

Aufgrund der anatomischen Verhältnisse des J.O. lassen sich gerade bei den Equiden einige sehr stichhaltige Argumente anführen, die den Mechanismen und die Funktion des J.O. während des Flehmens begründen.

Die Vorstellungen der Wirkungsweise des J.O. decken sich mit dem ethologischen Befund, daß die Equiden während des Flehmens das Maul geschlossen halten, da eine Wahrnehmung von Geruchsreizen aus der Mundhöhle aufgrund der anatomischen Verhältnisse nicht möglich ist. Die mundhöhlenseitige Verwachsung des Ductus naso-palatinus ist wahrscheinlich mit dem Unvermögen der Equiden, durch das Maul atmen zu können, korreliert. Es wäre daher eine solche Öffnung, wie sie auf der Papille incisiva bei anderen Ungulaten vorliegt, sinnlos. Auffällig ist weiterhin, daß sich die enge Mündung des J.O. bei den Equiden proximal der nasenhöhlenseitigen Öffnung des Ductus naso-palatinus befindet, während das J.O. bei Rind und Schaf, die einen transversal verlaufenden Ductus naso-palatinus besitzen, in der Nähe der oralen Öffnung einmündet.

Das J.O. kann bei den Equiden trotzdem in Funktion treten, da durch das vor Beginn des Flehmens erfolgende tiefe Einatmen die Duftstoffpartikel mit den Nasensekretan an die Mündung des Ductus naso-palatinus gelangen, von wo sie dann angesaugt werden.

Der Saugmechanismus des J.O. wird dadurch unterstützt, daß während des Flehmens die Nasenlöcher verschlossen werden, wobei durch den Überdruck in der Nasenhöhle die Geruchsstoffe noch durch den Ductus naso-palatinus in das J.O. gepreßt werden.

Bei den Hufttieren mit durchgehendem Nasen-Gaumen-Gang kann das Sekret, das die flüchtigen und fettlöslichen (Schneider 1967) absorbiert hat, von beiden Seiten angesaugt werden.

Bedeutsam ist in diesem Zusammenhang noch eine andere Tatsache: die Equiden lecken im Gegensatz zu anderen Huftieren kaum an Harnstellen, noch nehmen sie mit der Zunge in der intensiven Weise eine Verteilung der Geruchsstoffe vor. Das Benetzen der Zunge mit den Duftstoffträgern (Harn und Scheidensekrete) ist biologisch unzweckmäßig, da das Befeuchten der Mundhöhle ohne Öffnung für das J.O. keinen Effekt zeigt.

Anders ist es bei den Rindern, Schafen und Antilopen, bei denen das J.O. im oralen Abschnitt des Ductus nasopalatinus einmündet und die auch während des Flehmens die Nüstern nicht verschließen. Diese Tiere nehmen eine intensive Geruchstoffverteilung vor, indem sie mit der benetzten Zunge über die Nüstern und über die Mundschleimhaut streifen (vgl. S. 15/16). Zudem wird gerade bei diesen Tieren bevorzugt der Harn direkt in das Maul aufgenommen, wobei die Zunge durch das Verreiben des Duftstoffes die Funktion des J.O. unterstützt.

Auch die Giraffen halten ihren Kopf gerne in den fließenden Harn und nehmen diesen auch direkt ins Maul auf; dies stimmt treffend mit dem Befund überein, daß sie eine mundhöhlenseitige Öffnung des Ductus nasopalatinus besitzen (vgl. S. 117).

Broman (1920) stellt experimentell fest, daß das Ansaugen nur dann erfolgt, wenn ein Tier "Interesse" für einen Geruchsstoff hat.

Daß ein Interesse, ja sogar eine Appetenz, für einen Geruchsstoff während des sexuellen Geschehens für einen "Brunststoff" vorhanden ist, demonstrieren die männlichen Tiere, indem sie die Geruchsstoffquellen aktiv aufsuchen und durch einen spezifischen Verhaltenskomplex die weiblichen Tiere zur Abgabe von Geruchsträgern auffordern.

Dem Beriechen der Geruchsträger muß aber nicht immer das Flehmen, d. h. die "Testabsicht" folgen, da von seiten des Tieres eine sexuell getönte Disposition, die von mannigfachen Faktoren bestimmt wird, vorhanden sein muß.

Bei allen untersuchten Ungulaten ist das J.O. stark differenziert und durchaus als Sinnesorgan leistungsfähig. Mit der Ausbildung des J.O. geht die Ausbildung der Flehmgebärde konform.

Beim Hund ist das J.O. relativ klein und wenig differenziert ausgebildet (Klein 1882, Mihalkowics 1899, Ramser 1935, Ziegler 1936).

Ramser (1935) kommt zu dem Schluß, daß das J.O. bestimmte Geruchsfunktion erfüllt. Allerdings ist eine ausgeprägte Flehmgebärde bei den Caniden nicht feststellbar (Schneider 1932). Dies erlaubt die Aussage, daß das normale Riechvermögen, das besonders beim Hund (Neuhaus 1953, 1954, 1955, 1956, 1957) sehr leistungsstark ist, in keinem ursächlichen Zusammenhang zur Differenzierung und Leistungsfähigkeit des J.O. steht.

Ähnliches trifft für die Feliden zu, die ein sehr gering differenziertes J.O. (Steinberg 1912) besitzen und ebenfalls wenig ausgeprägt flehmen, was durch die unveränderte Kopfhaltung noch unterstrichen wird. Knappe (1964) führt das Beibehalten der normalen Kopflage während des schwachen Flehmens darauf zurück, daß das J.O. absolut kleiner ist und daher ein Auslaufen des Sekrets aus dem Organ durch Kapillarwirkung nicht zu befürchten ist.

Das Flehmen tritt nun nicht bei allen Ungulaten auf, obwohl auch die nichtflehmenen Huftiere ein gut ausgebildetes J.O. besitzen.

Zwei Gruppen der Artiodactyla, die phylogenetisch sehr alte Formen sind und die beide ohne Zweifel dem gemeinsamen Ursprung der Paarhuferentwicklung sehr nahe stehen, sind durch das Fehlen der Flehmgebärde ausgezeichnet.

Bei den Suiden (Frädrich 1965) und den Traguliden (Dubost 1964/65) tritt das Flehmen nicht auf, obwohl sich bei den Schweinen (Legal 1883, Klein 1881, Minett 1925, Gabriel 1934) ein gut ausgebildetes J.O. findet; bei den Traguliden ist über das J.O. nichts bekannt.

Das Fehlen der Flehmgebärde kann allerdings verständlich werden, wenn man die grabende und wühlende Lebensweise der Schweine und die semi-aquatile Lebensweise von *Hyemoschus* in Betracht zieht. Als anatomische Übereinstimmung mit den Schweinen hebt Dubost bei Wasser-Zwergböcken (*Hyemoschus aquaticus*) einen "Rüsselknochen" hervor, der der Ausbildung der Flehmgebärde hinderlich sein soll.

Alle bisherigen Ergebnisse stützen die Funktion des J.O. und untermauern die Beziehung zum Flehmen.

Der letzte schlüssige Beweis läßt sich aber nicht aufgrund der rein anatomischen und ethologischen Schlußfolgerungen erbringen, sondern - wie Knappe (1964) hervorgehoben hat - nur durch die physiologisch-experimentelle Untersuchung. Zu diesem Zwecke wurden bereits von zahlreichen Autoren experimentelle Vorschläge in die Diskussion gebracht und zum Teil selbst Versuche durchgeführt.

Balogh (1860) zog in Erwägung, das Lumen des J.O. mit heißem Talg auszufüllen, um so das J.O. zu blockieren. Ernsthafter zu werten ist der Versuch von Mihalkowics (1899) mit einer Paquelinischen Nadel die Stensonschen Gänge auszuglühen, so daß der proximale Teil des J.O. zerstört wird. Allerdings bringt dieser Versuch kein

Ergebnis für das hier diskutierte Problem, da die Fragestellung anders geartet war. Dieser Autor untersucht, ob das J.O. im Cuvier'schen Sinne (vgl. S. 121) Unterscheidungsfunktion hat; Cuvier's Auffassung wird dabei widerlegt.

Die Versuche Broman's (1920), Tusche in die Nasenhöhle von verschiedenen Säugern zu bringen und dann nach sofortiger Tötung der Tiere festzustellen, ob die Tusche in das J.O. gelangte, waren insofern aufschlußreich, als sich erwies, daß nur bei Vorliegen von die Tiere "interessierenden" Duftstoffen der Saugmechanismus funktioniert. Dabei schlußfolgert er, daß es sich beim J.O. im Hinblick auf seine Problemstellung um ein Präzisionsgeruchsorgan handelt.

Hämlin (1929) erbringt den eindeutigen Beweis, daß das Organ Flüssigkeiten aus der Nasenhöhle ansaugen kann; ein für die Korrelation des Flehmens mit dem J.O. bedeutsamer Befund.

Matthes (1932) untersucht experimentell, ob es sich beim J.O. wirklich um ein Präzisionsgeruchsorgan handelt. Zu diesem Zweck trennt er in einer schwierigen Operation bei einem Meerschweinchen die zum J.O. führenden Olfactorius-Äste durch. Da sich die Reizschwelle auf Bromstyrol nach der Operation bei dem Tier nicht ändert, glaubt er, Broman's Behauptung widerlegt zu haben.

Ausschaltung des Jacobsonschen Organs

Im Hinblick auf das hier zur Diskussion gestellte Problem werden bei einem Schafbock durch einen operativen Eingriff die zum J.O. führenden Ducti zerstört.

Eine Durchtrennung der das J.O. versorgenden Nerven kommt wegen ihres komplizierten Verlaufes im Kopfskelett nicht in Frage. Auch die Befürchtung bei einer solchen Manipulation noch andere, in der Nähe verlaufende Nerven, unter Umständen sogar die von der Regio olfactoria nasi ausgehenden Fasern zu beschädigen, lassen einen solchen Eingriff nicht geraten erscheinen. Als beste und für die Lösung der anstehenden Frage ausreichende Maßnahme erweist sich eine Verödung der Ducti naso-palatini sowie der angrenzenden Abschnitte des Jacobsonschen Ganges.

Die erste anatomische Untersuchung des J.O. beim Schaf stammt von Balogh (1860). Dieser Darstellung folgt noch eine eingehende Studie über den Verlauf der Olfactoriusfasern von v. Brunn (1892).

Am 11. August 1967 wird als Vorbereitung zur Operation an zwei geschlachteten Schafen die Lage und die Zugänglichkeit zu dem Organ sondiert.

Von einem Bock und einem Schaf werden die Schädel vom Rumpf getrennt. Vom Schädel wird der Unterkiefer entfernt. Am schwarz pigmentierten Gaumen (Palatum osseum), knapp hinter der Kauplatte, liegen in einer Eintiefung die paarigen, schlitzförmigen Öffnungen der Ducti naso-palatini. Mit der Sonde wird der unter dem Os intermaxillare befindliche und aboral in Richtung der Medianlinie verlaufende Nasen-Gaumen-Gang verfolgt.



Abb. 10

Öffnungen der Stensonschen Gänge
am knöchernen Gaumen

Die Ausmaße der Gänge von der Mundhöhle bis zur Nasenhöhle betragen 74 mm Länge und eine Weite von 1 - 2 mm. Obwohl Mihalkowics (1899) und Balogh (1860) die enge Mündung betonen, ergibt sich beim Sondieren keine Schwierigkeit.

Die Mündung des Jacobson'schen Ganges in den Ductus nasopalatinus liegt in geringer Entfernung von dessen Öffnung in die Mundhöhle. Die Öffnungen der beiden Ducti nasopalatini liegen 15 mm vom Vorderrand der Kauplatte zu beiden Seiten der Medianlinie des Palatum durum.

Die transversal verlaufenden Nasen-Gaumen-Gänge münden am Boden der Nasenhöhle zu beiden Seiten des Septum nasi in einer von vorn nach hinten verlaufenden Furche aus. Um diese Furche im ventralen Nasengang näher untersuchen zu können, werden die Nasenweichteile gekappt.

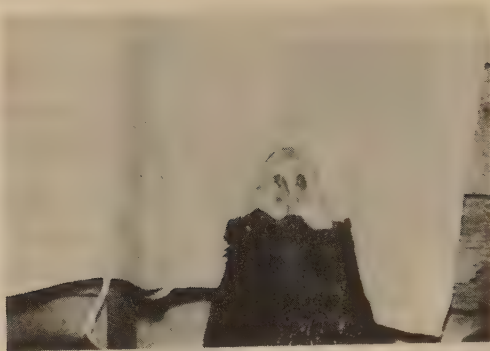


Abb. 11

Nasenhöhlenseitige Ausmündung der Sten-
son'schen Gänge in der Nasenfurche. Verdeutlicht
durch das Hindurchziehen eines Fadens.



Abb. 12

Verlauf des durchgehenden Nasen-Gaumen-Ganges

Das Epithel der Nasenfurche setzt sich in den Nasen-Gaumen-Gang fort. Beide Gänge sind von einer nicht ganz geschlossenen Knorpelscheide umgeben.

Ventral der Nasenscheidewand im Processus palatinus des Os intermaxillare (= Os incisivum), aboral bis zum Vomer reichend, verläuft die Jacobsonsche Furche (Balogh 1860, v. Brunn 1892), in die das von einer Knorpelkapsel umhüllte J.O. eingelagert ist.

An der Abzweigung des Ductus naso-palatinus zum Jacobsonschen Gang endet das Plattenepithel des zuführenden Ganges und geht lateral in das Flimmerepithel über.

Das J.O. ist nach Balogh (1860) ein 62 mm langer, aboral blind endender Schlauch, in dem neben den Flimmerzellen medial funktionsfähige Rezeptoren vorhanden sind. Balogh (1860) führt keine Trennung des Epithels zwischen der lateralen und medialen Wand durch.

Die Innervierung erfolgt durch einen Olfactorius- und Trigeminzweig (v. Brunn 1892).

Bei dem gut ausgebildeten J.O. fehlen auch die Drüsenkomplexe und der erektile Apparat, hier in Form einer schwellbaren Vene, nicht.

Bei Druck auf den Gaumen treten Tröpfchen von Schleim aus den Öffnungen der Gänge.

An den toten Tieren wird auch die Methode der Verödung der zum J.O. führenden Gänge experimentell geprüft.

Ein Manganindraht wird in die mundhöhlenseitige Öffnung eingeführt und durch den Ductus naso-palatinus bis zum ventralen Nasengang vorsichtig hindurchgeschoben. Der Widerstandsdraht wird elektrisch mittels eines Trans-

formators wenige Sekunden zum Glühen gebracht. Der Draht verschmort die Schleimhaut des Ductus naso-palatinus.

Nach diesen Vorbereitungen erfolgt am 22. 8. 1967 die Ausführung der Operation.

Der Schafbock wird um 11.25 h mit 1,5 ml Quiloflex (Böhringer/Ingelheim) narkotisiert. Wirksame Dosis 20 mg/kg Körpergewicht.

Nach intramuskulärer Applikation der Dosis mit einer Injektionsspritze in die Innenseite des Oberschenkels zeigen sich um 11.34 h die ersten Betäubungserscheinungen. Der Bock knickt zuerst mit den Hinterläufen ein und legt sich dann auf den Boden, wobei der Kopf mit der Schnauze aufgestützt wird.

Das Tier wird nach der Sedation auf den Operationstisch gelegt, wobei es zu einer Entleerung des Darms kommt. Die Wirkung des Narcoticums führt zur Lockerung des Sphinkters. Aus dem Maul tropft Speichel; die Salivation hält bis zum Abschluß des Eingriffs an. Da der Speichelfluß auf den Ausfall des Schluckreflexes beruht, wird der Kopf des Tieres tief gehalten.

Das immobilisierte Tier liegt mit der rechten Körperseite nach unten.

Herz- und Atemfrequenz sind erniedrigt, ebenso werden die Atemzüge flacher (Biot'sches Atmen). Um den Atemdepressionen wirksam zu begegnen, wird dem Tier sofort Cardiazol injiziert. Die Reflexe sind bei dem sedierten Tier erhalten, die Pupillenöffnung ist nach der Injektion von Cardiazol relativ weit.

Der Manganindraht mit einem Durchmesser von 0,95 mm wird, wie vorher probiert, von der mundhöhlenseitigen Öffnung

aus durch den Ductus naso-palatinus bis zur nasenhöhlen-seitigen Mündung hindurchgeschoben. Nachdem der Draht aus der Öffnung im ventralen Nasengang herausragt, wird der Stromkreis bei 12 V geschlossen.

Sofort macht sich der brenzliche Geruch der verschmorten Mucosa bemerkbar. Der Draht glüht 5 Sekunden. Auf gleiche Weise wird der zweite Ductus naso-palatinus verödet.

Nach erfolgtem Eingriff liegt der Schafbock noch 12 bis 15 Minuten fest, dann erhebt er sich und ist noch weitere 15 bis 20 Minuten unsicher auf den Läufen.

Bereits nach einer Stunde nimmt er Wasser zu sich und knappert an Pflanzen.

Am Abend des gleichen Tages sind die Nachwirkungen der Sedierung abgeklungen, und das Tier läuft in dem kleinen Quarantänegehege wieder munter umher.

Das Tier wird bis zum 18. 9. 1967 mit einem anderen Schafbock von der Herde isoliert in der Quarantäne gehalten. In dieser Zeit werden ihm Geruchsstoffe zur Prüfung vorgegeben, um etwaige Ausfallreaktionen in der olfaktorischen Prüfung festzustellen.

Ab 18. 9. 1967 wird der Bock zu einer großen Herde umgesetzt und das Verhalten gegenüber brünstigen Schafen untersucht. Aufgrund der gezeigten Reaktion wird dann entschieden, ob tatsächlich das J.O. in Zusammenhang mit dem Flehmen für die chemoreceptorische Prüfung der Brunststoffe kompetent ist.

Am 23. 8. 1967 wird von dem operierten Schafbock (= op-Bock) während einer 50-minütigen Beobachtung ein auffallendes Verhalten gezeigt. Der op-Bock hält die Nase meist tief auf dem Boden und beschnüffelt das

gesamte Quarantänegehege, wobei es zu keiner Äußerung des Flehmens kommt. Kot wird zwar mit der Schnauze angestoßen, führt aber nicht zum Flehmen. Die Nahrungsaufnahme wird normal vorgenommen.

Der op-Bock beriecht am 1. 9. 1967 künstlich in dem Gehege angebrachte Harnmarken artgleicher Tiere. Bei 25-maligem Beriechen wird 22-mal das Flehmen festgestellt. An einer mit Harn gefüllten Glasschale wird eifrig geschleckt und mit der Zunge der Harn über die Nase und in der Mundhöhle verteilt. Die Flehmdauer ist immer nur kurz, bei dem 22-maligem Flehmen beträgt diese durchschnittlich 4 sec.

Die Operation ist gut verlaufen, die Schmorstellen am Palatum osseum sind mit rosa-rotem Epithel überzogen.

Auf die Darbietung einer Harnprobe einer rossigen Stute flehmt der noch nicht operierte Bock 15 und 21 sec. Der op-Bock reagiert 5-mal nur kurz (durchschnittlich 6 sec).

Alter Harn wirkt bei dem nicht operierten Bock nicht so stark als frischer; bei dem op-Bock ist diesbezüglich keine unterschiedliche Reaktion festzustellen.

Das Flehmen des op-Bockes ist in seinem Erscheinungsbild gleich dem vor der Operation. Deutlich verschieden ist aber die Flehmdauer, sowie das vermehrte Flehmen.

Dem op-Bock wird am 11. 9. 1967 die Analregion mit dem Harn eines brünstigen Schafes eingestäubt. Der nicht-operierte Bock beriecht nach 30 Minuten den op-Bock anal, flehmt und stupst den op-Bock, der blöckend ausweicht. Der nicht operierte Bock versucht seitlich mit halb-erigiertem Penis aufzusteigen, rutscht aber ab, da der op-Bock blöckend im Gehege umherläuft.

Ein am nächsten Tag durchgeführter Versuch, wobei der op-Bock anal mit Salicylaldehyd eingestäubt wird, bewirkt zwar auch das Flehmen des nicht operierten Bockes (2-mal, 5 sec, 7 sec), aber keine weitere Reaktion.

Am 14. 9. 1967 wird der nicht operierte Bock mit Scheidensekreten eines brünstigen Schafes anal imprägniert. Dieser Versuch bringt kein Ergebnis, da der op-Bock den nicht operierten Bock während der Beobachtungszeit nicht beriecht.

Am Nachmittag (14.00 h) des 18. 9. 1967 wird der op-Bock zur Herde umgesetzt, in der sich zwei brünstige Schafe und eine große Anzahl nicht brünstiger Tiere befinden. Der Zeitpunkt der Zulassung wurde wegen der brünstigen Schafe gewählt. Unter den bei der Herde befindlichen Böcken ist der 17 Monate alte op-Bock der stärkste.

Der Bock begibt sich sofort zur Herde und beschnuppert einige Schafe nasal und läuft laut blöckend umher.

Die brünstigen Schafe sind zur besseren Unterscheidung durch einen roten Fleck auf dem Rücken markiert worden.

Um 15,31 h nähert sich der Bock einem harnenden Schaf, beriecht die Harnstelle unter mehrmaligem, immer nur kurz dauerndem Flehmen. Der op-Bock kümmert sich nicht weiter um das Schaf.

An diesem Tage wird auf das Beriechen von Harnstellen noch mehrmals geflehmt; weitere Folgeaktionen werden nicht beobachtet.

Am 19. 9. 1967 wird die Beobachtung ganztätig fortgesetzt. Die Beobachtung wird um 8,20 h aufgenommen.

Um 9,02 h beriecht der op-Bock mit gestrecktem Hals und waagrecht gehaltenem Kopf ein markiertes brünstiges Schaf genital und flehmt mehrmals kurz hintereinander. Das Schaf hebt den Schwanz, und der Bock beleckt die Vulva des Schafes. Mit der Zunge streicht er immer wieder über die Muffel und zieht die Zunge auch unter schnalzenden Lauten in das Maul mehrmals hin und her. Nach 6 Minuten wendet er sich von dem brünstigen Schaf ab, ohne dieses weiter zu beachten.

Um 11,32 h nähert sich der op-Bock einem harnenden Weibchen und beriecht die Harnstelle. Er zeigt wieder das auffallende Schleckverhalten und flehmt kurz in einer 9-maligen Serie. Der op-Bock steht ca. 2 bis 3 Meter hinter dem Schaf und hält den rechten Lauf leicht angehoben, als wenn er das Treiben einleiten wollte. Dann setzt er den Lauf auf den Boden und wendet sich weidend ab.

Um 11,45 h beriecht der op-Bock ein häufig harnendes markiertes Schaf, das sich den genitalen Kontrollen gegenüber tolerant verhält. Unter heftigem Züngeln beriecht es der op-Bock, ohne aber nach häufigem Flehmen weitere sexuelle Verhaltenssequenzen einzuleiten. Eine Erektion wird nach dem Flehmen in keinem Fall beobachtet, obwohl der Bock immer unruhiger wird.

Das Schaf gibt durch sein Verhalten deutlich die Paarungsbereitschaft zu erkennen, die den op-Bock um 12,06 h - für den Beobachter überraschend - veranlaßt, einen seitlichen Aufreitversuch zu unternehmen. Das ebenfalls überraschte Schaf läuft einige Schritte weiter, wobei der op-Bock herunterfällt und einige Sekunden auf dem Boden liegen bleibt. Das Weibchen nähert sich dem Bock und beschnüffelt ihn an der Muffel, worauf der Bock durch Hornstoßen reagiert.

Kurzes und häufiges Flehmen werden weiterhin beobachtet, doch keine zu einer Paarung führenden Reaktionen.

Um 16,12 h wird das markierte Schaf von einem jüngeren Bock, der das stillhaltende und an ihn herandrängende Schaf nur zweimal genital berochen, daraufhin 16 und 22 sec geflehmt hat, nach dem Wegtreiben von der Herde gedeckt. Der dünne, rote erigierte Penis wird unter Friktionen in die gerötete Vagina eingeführt.

Der op-Bock beriecht am Tag wiederum häufig Harnstellen und versucht sowohl die brünstigen als auch die nicht brünstigen Schafe genital zu beriechen.

Am 21. 9. 1967 deckt er um 14,37 h ein neuerdings brünstig gewordenes Schaf, nachdem er vorher wahllos Besprungsversuche durchgeführt hat.

Am 22. 9. 1967 wird der op-Bock zur Kontrolle der verödeten Nasen-Gaumen-Gänge von der Herde weggefangen. Mit einer Sonde wird geprüft, ob die Gänge durchlässig sind. Die Sonde kann nicht durch die Ducti naso-palatini hindurchgeschoben werden; somit ist die Gewähr gegeben, daß die Gänge durch Wucherungs- und Verheilungsprozesse der Mucose vollkommen geschlossen sind. Der op-Bock wird aus zootechnischen Gründen nicht mehr zu der Herde umgesetzt.

Eine beabsichtigte histologische Untersuchung der verödeten Nasen-Gaumen-Gänge konnte nicht mehr durchgeführt werden, da der Bock nach einigen Wochen, ohne Wissen des Autors, geschlachtet und verwertet wurde. Die histologische Untersuchung hätte aber sicher auch keine weiteren Aufschlüsse gebracht, da mit Sicherheit die beiden Gänge zugewachsen waren und damit keine Zufuhrmöglichkeit von Geruchsstoffen zum J.O. gegeben war.

Diskussion

Der op-Bock zeigt aufgrund des Nichtfunktionierens des J.O. Störungen im normalen Verhaltensablauf während der Paarung (vgl. S. 49).

Der op-Bock ist nicht in der Lage, durch das Beriechen des Harns und der Scheidensekrete eindeutig ein brünstiges von einem nicht brünstigen Schaf zu unterscheiden, obwohl das Bestreben dazu durch das vermehrte Flehmen zum Ausdruck gebracht wird. Ebenso äußert sich dies durch die Verhaltensweisen, die den Harn- und Sekretabsatz fördern sollen.

Das oft vorgenommene Beriechen, verbunden mit immer nur kurz währendem Flehmen, spricht ebenfalls dafür, daß es dem op-Bock nicht möglich ist, olfaktorisch eine Information über den Zustand des brünstigen Schafes zu erlangen. Dies äußert sich dann in den wahllos vorgenommenen Bespringungsversuchen, die bei brünstigen Schafen durch deren Feststehen doch zu einem Erfolg führen können. Eine Störung des Verhaltensablaufs zeigt sich auch darin, daß kein eigentliches Treiben stattfindet.

Aufgrund des gestörten Ablaufs der Verhaltensfolgen ist die Funktion des Flehmens in Verbindung mit dem J.O. als "analysierendes" Geruchsorgan für gegeben anzusehen.

Als Gründe für das dennoch gezeigte Aufreiten, das dann bei einem brünstigen Schaf doch erfolgreich sein kann, sind Auslöser anderer Art in Betracht zu ziehen.

Der op-Bock ist allerdings nicht befähigt, seine Verhaltensabläufe mit denen des weiblichen Tieres zu synchronisieren, da ihm die olfaktorische Prüfung der veränderten Ausscheidungen des Weibchens aufgrund des wirkungslosen J.O. nicht möglich ist.

Zusammenfassung

Die vorliegenden Untersuchungen stellen einen Beitrag zur Kenntnis des Flehmens und seiner Beziehung zum Jacobsonschen Organ dar.

Die Arbeit gliedert sich in einen beschreibend-vergleichenden und in einen experimentellen Abschnitt.

Das Flehmen als eine bei Säugern weitverbreitete Rümpfgebärde auf olfaktorische Auslöser wird beschrieben.

Die Elemente, die diesen Ausdruckskomplex aufbauen, werden bei den Ungulaten vergleichend dargestellt.

Das Flehmen ist dadurch ausgezeichnet, daß die Tiere den Kopf bei starrer Körperhaltung in eine Schräglage bringen und die Lippen und Nasenweichteile typisch zur Schaffung dieses Ausdrucks mit heranziehen.

Kopfhaltung, Lippenmimik und andere die Flehmgebärde begleitende morphologische und physiologische Erscheinungen werden einer eingehenden Betrachtung unterzogen.

Aufgrund der unterschiedlichen Stärke des Auftretens dieses Ausdrucks wird der Versuch unternommen, drei leicht gegeneinander abgrenzbare Intensitätsstufen zu differenzieren.

Die Situationen, in denen das Flehmen bevorzugt auftritt, werden protokollarisch erfaßt. Es zeigt sich, daß das Flehmen hauptsächlich an das Paarungsverhalten der Tiere gebunden ist.

Im experimentellen Teil folgt eine quantitative Untersuchung des Flehmens.

Die Häufigkeit des Auftretens der Gebärde geht mit der Zunahme der Konzentration des Harns konform. Unverdünnter Harn rossiger wie auch nicht rossiger Tiere wirkt am häufigsten auslösend.

Der Harn brünstiger Tiere führt deutlich vermehrt zum Flehmen. Bei der Auslösung der Flehmgebärde wirkt die Anwesenheit der weiblichen Tiere aktivierend.

Der Einfluß der Brunst macht sich an der Zunahme der Häufigkeit des Flehmens bemerkbar. Vorwiegend wirken als olfaktorische Auslöser Harn und Scheidensekrete der weiblichen Tiere. Die Absonderung von "brunstindizierenden" Duftstoffen bewirkt die Äußerung der Flehmgebärde.

Die während der Brunst ausgeschiedenen spezifischen Duftstoffe führen zu einer häufigeren Auslösung des Flehmens.

Das Verhalten der männlichen Tiere zeigt, daß dem Harn und den genitalen Ausflüssen ein sexuell wirksamer Geruch anhaften muß.

Das nachfolgende Verhalten wird durch das Vorhandensein dieses "Brunststoffes" geprägt.

Während der einzelnen Brunstphasen wird zahlenmäßig die Häufigkeit des Flehmens erfaßt.

Zu Beginn der Brunst (Vorbrunst) wird das Flehmen häufiger beim Beriechen von Harnstellen (indirekte Kontrolle) gezeigt. Genitales Beriechen ist in dieser Phase selten und somit auch das Flehmen auf diese Art der Kontrolle, da die weiblichen Tiere die direkte naso-genitale Kontrolle nicht dulden. In der Hochbrunst wird dann das Flehmen

fast nur noch bei direkter naso-genitaler Kontrolle geäußert, während die indirekten Kontrollen eine untergeordnete Rolle spielen.

In der abklingenden Brunst wird das Flehmen, sowohl bei direkter als auch bei indirekter Kontrolle, wieder weniger häufig geäußert, obwohl weiterhin die Harnstellen untersucht werden.

Von einigen Huftieren werden die Flehmdauern bestimmt. Das Flehmen tritt häufig serienhaft auf, dabei nehmen die Flehmdauern ab. Je öfter das Flehmen in einem bestimmten Zeitabschnitt ausgelöst wird, desto schneller erschöpft sich die Bereitschaft zur Äußerung der Gebärde.

Einige chemisch definierte Duftstoffe werden bezüglich ihrer Valenz für die Auslösung des Flehmens getestet.

Das Flehmen bei Jungtieren wird untersucht. Es ergibt sich, daß das Flehmen eine angeborene Verhaltensweise ist, die im Laufe der Entwicklung des Jungtieres "gerichtet" wird. Das Reaktionsschema auf die brunstanzeigenden Duftstoffe ist in den ersten Lebensmonaten noch nicht stabilisiert. Bei Jungtieren wird das Flehmen noch von indifferenten Geruchsreizen ausgelöst.

Das Flehmen hat die Funktion eines chemoreceptorischen Prüfens der Ausscheidungen, wobei das Tier eine Information über den Östrus-Zustand des weiblichen Tieres erhält.

Zudem wird die soziale Leistung des Flehmens darin gesehen, daß es das Verhalten der Sexualpartner synchronisiert.

Das Flehmen wirkt gegenüber artgleichen Rivalen optisch als abweisendes Signal.

Das Flehmen begleitet die Paarung regelmäßig und charakterisiert die Paarungstimmung.

Gegenüber den weiblichen Tieren zeigt es die Kontaktbereitschaft an, männlichen Tieren gegenüber übernimmt es die Funktion einer abwehrenden Ausdrucksbewegung.

Die vermutete Korrelation zwischen dem Flehmen und dem Jacobsonschen Organ wird experimentell untersucht. Das Jacobsonsche Organ wird in seiner Anatomie dargelegt. Die anatomischen Verhältnisse des Jacobsonschen Organs bei Giraffen werden korrigiert.

Die ethologischen und anatomischen Befunde, die die geäußerte Beziehung begründen, werden diskutiert.

Bei einem Schafbock erfolgt eine Beschreibung der anatomischen Lage des Jacobsonschen Organs.

Durch eine Operation wird die Funktion des Jacobsonschen Organs unterbunden. Der Eingriff an dem Schafbock wird geschildert.

Aufgrund der Verhaltensaussfälle nach der Operation wird das Jacobsonsche Organ als das die Brunststoffe "analysierende Organ" angesehen, wobei durch das Flehmen die Voraussetzungen für das Funktionieren des Organs bei den Ungulaten geschaffen werden.

Das Flehmen steht somit im Dienste des chemorezeptorischen Testens der "brunstindizierenden" Ausscheidungen.

Literaturverzeichnis

- Addison, W.H.F. (1927) The postnatal growth of the vomeronasal organ in the albino-rat
und
Rademaker, L.A. J. comp. Neurol. 44, 69 - 86
- Adrian, E. D. (1954) Synchronized Discharges from the Organ of Jacobson
J. Physiol. (London) 126, 28 - 29
- Anton, W. (1895) Beitrag zur Kenntnis des Jacobson-
schen Organs bei Erwachsenen
Z. Heilkde. 16, 355 - 372
- Antonius, O. (1930) Beobachtungen an Einhufern in
Schönbrunn V
Zool. Garten NF, 2, 261 - 274
- (1937) Über Herdenbildung und Paarungs-
eigentümlichkeiten der Einhufer
Z. Tierpsychol. 1, 259 - 289
- (1938) Nachtrag zu "Über Herdenbildung und
Paarungseigentümlichkeiten der Ein-
hufer"
Z. Tierpsychol. 2, 115 - 117
- (1939) Über Symbolhandlungen und Verwandtes
bei Säugetieren
Z. Tierpsychol. 3, 263 - 278
- (1947) Beobachtungen an einem Onagerhengst
Umwelt, 1, 299 - 300
- (1951) Die Tigerpferde, Monographien der
Wildsäugetiere (147 S.)
- (1955) Beobachtungen an Einhufern
Z. Tierpsychol. 12, 169 - 174
- Ariens Kappers, C.U., The comparative Anatomy of the
Huber, C.G. und Nervus System of Vertebrates,
Crosby G.C. (1936) including Man
New York, Neudruck 1965
- Backhaus, D. (1958) Beitrag zur Ethologie der Paarung
einiger Antilopen
Z. Zuchthygiene 2, 281 - 293

- Backhaus, D. (1959) Beobachtungen über das Freileben von Lelwel-Kuhantilopen (*Alcelaphus buselaphus lelwel*, Heuglin 1877) und Gelegenheitsbeobachtungen an Sennar-Pferdeantilopen (*Hippotragus equinus bakeri*, Heuglin 1863)
Z. Säugetierkde. 24, 1 - 24
- (1960) Über das Kampfverhalten beim Steppenzebra (*Equus quagga* H. Smith 1841)
Z. Tierpsychol. 17, 345 - 350
- (1960) Zur Anpassung der Giraffengazelle (*Lithocranius walleri*, Brooke 1879) an trockene Lebensräume
Säugetierkdl. Mitteil. 8, 43 - 45
- (1961) Beobachtungen an Giraffen in zoologischen Gärten und freier Wildbahn
Institut des Parcs Nationaux du Congo et du Ruanda-Urundi, Bruxelles (202 S.)
- (1964) Ergebnisse einer Studienreise in den Garamba-Nationalpark (Republik Kongo), 4. Mitteilung
Zum Verhalten des nördlichen Breitmaulnashorns (*Diceros simus cottoni* Lydekker 1908)
Zool. Garten NF, 29, 93 - 107
- Baerends, G.P. (1941) Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe (*Ammophila campestris*)
Tijdschrift voor Entomologie
Del 84, 71 - 275
- (1966) Über einen möglichen Einfluß von Triebkonflikten auf die Evolution von Verhaltensweisen ohne Mitteilungsfunktion
Z. Tierpsychol. 23, 385 - 394
- Bakker, T. (1939) Het orgaan van Jacobson bij onze Huisdieren
Amsterdam, Diss. Utrecht
- Balogh, C. (1860) Über das Jacobsonsche Organ des Schafes
Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 42, 280 - 282 und 449 - 476

- Bane A. und Bonnadonna D. (1958) Fortpflanzung und Fortpflanzungsstörungen bei Haussäugetieren Verlag Paul-Parey, Hamburg-Berlin, 1. Band, 59 - 168
- Banks, E. W. (1964) Sexual behaviour in domestic sheep Behaviour 23, 249 - 279
- Beach, F. A. (1947) Evolutionary changes in the physiological control of mating behaviour in mammals Psych. Rev. 54, 297 - 315
- Beach, F. A. (1948) Hormones and Behaviour Moeber, New York
- (1957) Besprechung des Buches von Thorpe, W. H.: Learning and Instinct in Animals (1956), London
- (1949) Response of male dog to urine from females in heat J. Mammalogy 30, 391 - 392
- Gilmore, R. W. und
- Beard, J. (1889) Morphologic Studies. No 4. The Nose and the Jacobson Organ zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 2, 753 - 783
- Bopp, P. (1954) Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren Rev. suisse de Zool. 61, 83 - 151
- Broman, I. (1920) Das Organon vomero-nasale Jacobsoni - ein Wassergeruchsorgan Anat. Hefte 58, 137 - 191
- Broom, R. (1898) A Contribution to the comparative Anatomy of the Mammalian Organ of Jacobson Trans. Royal Soc. of Edingburgh 39, 231 - 255
- Brunn, A., v. (1892) Die Endigungen der Olfactoriusfasern im Jacobsonschen Organ des Schafes Arch. mikrosk. Anat. 39, 651 - 652
- Buechner, H.K. (1965) Ceremonial Mating Behaviour in Uganda-Kob (Adenota kob thomasi) Z. Tierpsychol. 22, 209 - 225
- Schloeth, R. und
- Büchlmann, E. (1950) Das sexuelle Verhalten des Rindes Wien. Tierärztl. Monatsschr. 37, 153 - 156 und 225 - 230

- Christie-Lindie (1914) On the cartilage palatina and the organ of Jacobson in some mammals
A. Ä.
Morphol. Jb. (Gegenbaur) 48,
343 - 364
- Cordts, H. (1953) Zur Kenntniss der sexuellen Erregung bei Haustieren
Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.
61, 305 - 356
- Dagg, I. (1958) The Behaviour of the giraffe, Giraffa camelopardalis in the Eastern Transvaal
Proc. zool. soc. London 131,
245 - 278
- De Ruiter, L. (1963) The physiology of vertebrate feeding behaviour
Z. Tierpsychol. 20, 499 - 516
- Dieterlein, F. (1959) Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (Mesocricetus auratus Waterhouse)
Z. Tierpsychol. 16, 47 - 103
- Döllken, A. (1909) Beiträge zur Entwicklung des Säugtiiergehirns, IV. Ursprung und Centren des Nervus terminalis
Monatsschr. Psych. Neurol. 26,
10 - 33
- Dubost, G. (1964/65) Quelques traits remarquables du comportement de Hyemoschus aquaticus Tragulidae, Ruminantia, Artiodactyla)
Biologica Gabonica 1, 283 - 287
- Eibl-Eibesfeldt (1956) Einige Bemerkungen über den Ursprung von Ausdrucksbewegungen bei Säugetieren
I.
Z. Säugetierkde. 21, 20 - 38
- (1957) Ausdrucksformen der Säugetiere, in: KUEKENTHAL-KRUMBACH, Hdb. Zool. 8,
10 (6), 1 - 26
- (1967) Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung
Piper & Co., München (527 S.)
- Ellenberger-Baum (1943) Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere
18. Aufl., Berlin (1043 S.)

- Fiedler, W. (1955) Über einige Fälle von Markierungs-
verhalten bei Säugetieren
Rev. suisse de Zool. 62, 230 - 240
- (1957) Beobachtungen zum Markierungsver-
halten einiger Säugetiere
Z. Säugetierkde. 22, 57 - 76
- Frädrich, H. (1965) Zur Biologie und Ethologie des
Warzenschweins (*Phacochoerus*
aethiopicus Pallas) unter Berück-
sichtigung des Verhaltens anderer
Suiden
Z. Tierpsychol. 22, 375 - 393
- Frank, F. (1953) Beiträge zur Biologie der Feldmaus
(*Microtus arvalis* P.), Teil 1
Zool. Jb., Abt. Systematik 84,
32 - 74
- Fleischer, R. (1878) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte
des Jacobsonischen Organs und zur
Anatomie der Nase
Sitzungsber. der phys.-med. Soc.
Erlangen, 10, 8 - 19
- Frisch, K., v. (1941) Über einen Schreckstoff der Fisch-
haut und seine biologische Bedeu-
tung
Z. vergl. Physiol. 29, 46 - 145
- Gabriel, P. (1934) Kopfdarm und Schlund des Wild-
schweines. Beitrag zur Anatomie
von *Sus scrofa* L. und zum
Domestikationsproblem
Z. Anat. u. Entwickl.Gesch. 102,
521 - 571
- Geist, V. (1963) On the behaviour of the North
American Moose (*Alces alces andersoni*
Peterson 1950) in British Columbia
Behaviour 20, 377 - 416
- Goethe, F.u.E. (1939) Aus dem Jugendleben des Muffel-
wildes
Zool. Garten, NF, 11, 1 - 22
- Gratiolet, L. (1845) Recherches sur l'organe de Jacobson
Faculté de Médecine Paris,
These No 164
- Gruch, W. (1957) Über die Riechfähigkeit der Wander-
ratte
Zool. Jb., Abt. Allgem. Zool. u.
Physiol., 67, 65 - 80

- Grzimek, B. (1943) Begrüßung zweier Pferde; das Erkennen von Phantomen und Bildern
Z. Tierpsychol. 5, 465 - 480
- (1949) Scheuversuche mit Pferden
Z. Tierpsychol. 6, 26 - 40
- (1949) Ein Fohlen, das kein Pferd kannte
Z. Tierpsychol. 6, 391 - 405
- Günther, H. F. (1937) Untersuchungen und Erfahrungen im Gebiete der Anatomie, Physiologie und Tierarzneikunde, Hannover
- Haas, G. (1959) Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Mähnspringern
Z. Tierpsychol. 16, 218 - 242
- (1963) Beitrag zum Verhalten des Bambusbären
Zool. Garten NF, 27, 225 - 233
- Hämlin, H. E. (1929) Working mechanism for the liquid and gaseous intake and output of the Jacobson organ
Amer. J. Physiol. 91, 201 - 205
- Hammond, J. (1927) The Physiology of Reproduction in the Cow Cambridge (226 S.)
- Heck, L. (1965) Der deutsche Edelhirsch
Verlag Paul Parey
- Hediger, H. (1937) Die Bedeutung der Flucht im Leben des Tieres und in der Beurteilung tierischen Verhaltens im Experiment
Naturwiss. 25, 185 - 188
- (1941) Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren
Mitteil. d. naturforsch. Ges. Bern
37 - 55
- (1942) Wildtiere in Gefangenschaft, Basel
- (1944) Die Bedeutung der Miktion und Defäkation bei Wildtieren
Schweiz. Z. Psychol. u. Anw. 2,
170 - 182
- (1949) Säugetierterritorien und ihre Markierung
Bijdragen tot de Dierkunde 28,
172 - 184

- Hediger, H. (1952) Unsere Zebras
Umschau in Wiss. und Techn. 13,
398 - 399
- (1954) Skizzen zu einer Tierpsychologie
in Zoo und Zirkus
Verlag Friedrich Reinhardt AG,
Basel (430 S.)
- Heitzenroeder C. (1913) Über das Verhalten des Hundes
gegen einige Riechstoffe
Z. Biol. 62, 491 - 507
- Henning, H. (1924) Der Geruch (Handbuch), 2. Aufl.,
Leipzig
- Herrick, C. H. (1921) The Connection of the vomero-nasal
nerve, accessory olfactory bulb
and Amygdala in Amphibia
J. comp. Neurol. 33, 213 - 280
- Herzfeldt, P. (1889) Über das Jacobsonsche Organ des
Menschen und der Säugetiere
Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 2,
551 - 576
- Hofer, H. (1957) Über das Spitzhörnchen
Natur u. Volk 37, 145 - 155
- Jacobson, L. (1811) Rapport fait à l'Institut, sur un
Memoire de M. Jacobson, intitulé
Description anatomique d'un organe
observé dans les Mammifères par
M. Cuvier
Ann. du Mus. d'Histoire natur.,
Paris, Tomo 18, 412 - 424
- Jerome, E. A. (1942) Olfactory thresholde measured in
terms of stimulus pressure and
Volume
Arch. psychol. 39
- Johnston, J. B. (1913) The nervus terminalis in Reptiles
and Mammals
J. comp. Neurol. 23, 23 - 97
- Kahmann, H. (1931) Notizen zur Sinnesbiologie der
Säugetiere
Zool. Garten NF, 4
- (1932) Sinnesphysiologische Studien an
Reptilien, 1. Experimentelle Unter-
suchungen über das Jacobsonsche
Organ der Eidechsen und Schlangen
Zool. Jb., Abt. Allgem. Zool. u.
Physiol. 51, 173 - 238

- Kahmann, H. (1939) Über das Jacobsonsche Organ der Echsen
Z. vergl. Physiol. 26, 669 - 695
- (1939) Von der Leistung des Jacobsonschen Organs bei den Wirbeltieren
Ergebn. d. Biol. 16, 292 - 335
- Karlson, O. (1960) Pheromones
Ergebn. d. Biol. 22, 212 - 225
- Kerlkhoff, H. (1924) Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs
Z. Mikrosk. Anat. Forsch. 1, 621 - 638
- Kerruish, P. (1955) The effect of sexual stimulation prior to service on the behaviour and the conception rate of Bulls
Brit. J. Anim. Behaviour 3, 125 - 130
- Kirchhofer, R. (1963) Das Verhalten der Giraffengazelle, Elenantilope und des Flachland-Tapirs bei der Geburt, einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate dieser Arten im Frankfurter Zoo
Z. Tierpsychol. 20, 143 - 159
- Klein, E. (1881) Contribution to the minute anatomy of the nasal mucous membrane
Quart. J. Microsc. Sci. London, 21, 98 - 113
- (1881) A further contribution to the minute anatomy of the organ of Jacobson in the Guinea-pig *ibid.* 21, 219 - 230
- (1882) The organ of Jacobson in the dog
ibid. 22, 299 - 310
- Knappe, H. (1964) Zur Funktion des Jacobsonschen Organs
Zool. Garten, NF, 28, 188 - 194
- Knaus, W. (1960) Das Gamswild
Verlag Paul Parey, Hamburg - Berlin (186 S.)
- Kölliker, A. (1877) Über das Jacobsonsche Organ des Menschen
Grat.-Schr. med. Fakult. Würzburg, Rinecker, 4, 1 - 12
- Kuhn, F. J. (1960) Untersuchungen über die Stickstoffausscheidung und Stickstoffverteilung im Harn von Säugern
Zool. Jb., Abt.f.Anat.f.Allgem.Zool. und Physiolog. der Tiere 1, 1 - 42

- Kurt, F. (1968) Das Sozialverhalten des Rehcs
Capreolus capreolus L.
Mammalia depicta, Verlag Paul
Parey (102 S.)
- Lambourne (1956) Zit. aus Bane A. und Bonnadonna D.,
1958
- Lang, E. M. (1961) Beobachtungen am Indischen Panzer-
nashorn (*Rhinoceros unicornis*)
Zool. Garten NF 25, 369 - 409
- Lautenschlager (1934) Über das Jacobsonsche Organ von
F. Wasser- und Landnagern
Zool. Anzeiger 107, 285 - 294
- Lehmann, E., v. (1963) Über sexuelle Aberrationen bei
Hausrindern
Säugetierkde. Mitt. 11, 72 - 75
- Legal, E. (1883) Die Nasenhöhlen und der Tränenangang
der amnioten Wirbeltiere
Morphol. Jb. 8, 353 - 372
- Le Magnèn, J. (1951) Etude de phénomènes olfacto-
sexuels chez le rat blanc.
Variation de l'odeur biologique
de la femelle avec son état sexuel
et la discrimination de ces odeurs
par le mâle adulte
Compt. rend. des Séanc. de la Soc.
de Biol., Paris 145, 854 - 857
- (1951) Etude de phénomènes olfacto-sexuels
chez le rat blanc. Variations avec
leur état de la réponse des mâles
à l'odeur de la femelle et réponse
des femelles à l'odeur du mâle
ibid. 145, 857 - 860
- (1952) Les phénomènes olfacto-sexuels
chez le rat blanc
Arch. Sci. Physiol. 6, 295 - 331
- Lenhossek, M., v. (1892) Die Nervenursprünge und -endigungen
im Jacobsonschen Organ des Kanin-
chens
Anat. Anzeiger 7, 628 - 635
- Leydig, F. (1872) Zur Kenntnis der Sinnesorgane der
Schlangen
Arch. mikrosk. Anat. 8

- Leyhausen, P. (1949) Beobachtungen an einem jungen Schwarzbären (*Ursus americanus* Pall.)
Z. Tierpsychol. 6, 433 - 444
- (1956) Das Verhalten der Katzen, in: KUBKENTHAL-KRUMBACH, Hdb. Zool. 10 (21), 8, 1 - 34
- Löhle, K. (1953) Ein Beitrag zur sexuellen Erregung der Tiere unter besonderer Berücksichtigung des Ziegenbocks und ihr Einfluß auf seine Spermaqualität
Z. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 62, 359 - 366
- Lorenz, K. (1935) Der Kumpan in der Umwelt des Vogels
J. Ornithol. 83, 137 - 413
- (1943) Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung
Z. Tierpsychol. 5, 235 - 409
- (1951) Ausdrucksbewegungen höherer Tiere
Naturwiss. 38, 113 - 116
- (1953) Verständigung unter Tieren
Zürich
- Matthes, E. (1932) Geruchsdressuren an Meerschweinchen
Z. vergl. Physiol. 16, 766 - 788
- (1932) Weitere Geruchsdressuren an Meerschweinchen
ibid. 17, 464 - 490
- McCord, C.P.- (1949) Odors physiology and control
Witheridge, W.N. McGraw-Hill Book Company
- McCotter, R.E. (1912) The connection of the vomero-nasal nerves with the accessory olfactory bulb in the opossum and other mammals
Anat. Rec. 6, 299 - 318
- McHugh, T. (1958) Social Behaviour of the American Buffalo (*Bison bison bison*)
Zoologica 43, 1 - 40
- Mihalkowics, V., v. (1899) Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ, eine morphologische Studie
Anat. Hefte 11, 1 - 100

- Mihalkowics, V., v. (1900) Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen
Hdb. Laryng. u. Rhinol. 3, 1 - 86
- Meisenheimer J. (1921) Geschlecht und Geschlechter,
Bd. 1, Jena
- Meyer-Holzappel M. (1939) Über Bewegungstereotypien bei gehaltenen Säugern
Z. Tierpsychol. 2, 46 - 72
- Minett, F. C. (1925) The organ of Jacobson in the horse, ox, camel and pig
J. Anat. 60, 110- 118
- Müller und Schwarznecker (1879) Die Pferdezucht nach ihrem jetzigen rationalen Standpunkt,
Bd. 1 und 2
- Müller-Velten H.J. (1965) Über den Angstgeruch der Hausmaus
Diss. Erlangen
- Negus, V. E. (1936) The organ of Jacobson
J. Anat. 90, 515 - 519
- Neuhaus, W. (1953) Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren
Z. vergl. Physiol. 35, 527 - 552
- (1954) Die Riechschwellen des Hundes für Jonon und Äthylmercaptan und ihr Verhältnis zu anderen Riechschwellen bei Mensch und Hund
Z. Naturforschg. 9b, 560 - 567
- (1955) Die Unterscheidung von Duftquantität bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure
Z. vergl. Physiol. 37, 234 - 252
- (1956) Die Unterscheidungsfähigkeit des Hundes für Duftstoffgemische
Z. vergl. Physiol. 39, 25 - 43
- (1957) Wahrnehmungsschwelle und Erkennungsschwelle beim Riechen des Hundes im Vergleich zu den Riechwahrnehmungen des Menschen
Z. vergl. Physiol. 39, 624 - 633
- Noble, G.K. und Kumpf, K.F. (1936) The function of Jacobson's organ in Lizards
J. Genet. Psychol. 48, 371 - 382

- Ottow, B. (1953) Sondervorgänge in der Fortpflanzungsphysiologie der Säugetiere
Säugetierkd. Mitt. 1, 154 - 161
- Pearlman, S.J. (1934) Jacobson's Organ (Organon vomeronasale) Ita Anatomy, Gross,
Microscopic and Comparative,
with some Observations as well
on its function
Ann. Otol. 43, 739 - 768
- Peter, K. (1906) Die Entwicklung des Geruchsorgans
und des Jacobsonschen Organs in
der Reihe der Wirbeltiere, Bil-
dung der äußeren Nase und des
Gaumens
Hdb. Entwickl.-Lehre d. Wirbel-
tiere, v. Hertwig 2, 1 - 78
- Piana, P. G. (1882) Contribution alla conneszenza
della struttura et della funzione
dell' Organa del Jacobson
Mem. d. Acad. d. Sci. del' instit.
di Bologna, T. 1, 421 - 428
Ref. in der Deutsch. Zeitschr. f.
Tiermedizin 1882, 7, S. 325
- Pilters, H. (1954) Untersuchungen über die angeborenen
Verhaltensweisen bei Tylopoden un-
ter besonderer Berücksichtigung
der neuweltlichen Formen
Z. Tierpsychol. 11, 213 - 303
- (1956) Das Verhalten der Tylopoden, in:
KUEKENTHAL-KRUMBACH, Hdb. Zool.
10 (27), 8, 1 - 24
- Pilters-Gauthier (1959) Einige Beobachtungen zum Droh-,
H. Angriffs- und Kampfverhalten,
sowie über Geburt und Verhaltens-
entwicklung des Jungtieres in der
nordwestlichen Sahara
Z. Tierpsychol. 16, 593 - 604
- Podruschka, W. (1968) Das Selbstbespeicheln des Igels,
und Erinaceus europaeus L. 1758,
Firbas, W. steht in Beziehung zur Funktion
des Jacobsonschen Organs
Z. Säugetierkde. 33, 160 - 172
- Portmann, A. (1938) Nachwort zu Mueller, A.: Fort-
pflanzung als Polaritätserscheinung

- Ramser, R. (1935) Zur Anatomie des Jacobsonschen Organs beim Schäferhunde nach der Geburt
Diss. vet.-med. Berlin
- Read, E. A. (1908) A contribution to the knowledge of the olfactory apparatus in dog, cat and man
Amer. J. Anat. 8, 17 - 48
- Retzius, G. (1894) Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobson'schen Organ
Biol. Unters. NF 6, 48 - 51
- Richter, W., v. (1965) Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen des Schabrackentapirs (*Tapirus indicus*) und des Flachlandtapirs (*Tapirus terrestris*)
Zool. Beiträge NF 12, 67 - 159
- Ripley, R. S. (1952) Territorial and sexual behaviour on the Great Indian Rhinoceros, an speculation Ecology 33, 570 - 573
- Romer, A.S. (1966) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl. (536 S.)
- Rosenthal, F. (1827) Über das von Jacobson in der Nasenhöhle entdeckte Organ
Z. Physiol. v. Tiedemann u. Treviranus 2, 289 - 300
- Schenkel, R. (1947) Ausdrucksstudien an Wölfen
Behaviour 1, 81 - 129
- (1966) On sociology and behaviour in impala (*Aegyceros melampus suara* Matschie)
Z. Säugetierkde. 31, 177 - 205
- (1966) Die Territorialität bei Säugern - am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen; Z. Tierpsychol. 23, 593 - 626
- Scherf, H. (1961) Verhaltensbeobachtungen an Giraffen
Naturwiss. Rdsch. 14, 28
- Schliefferdecker (1896) Histologie der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen
Hdb. Laryng. u. Rhinol. 3, 87 - 151

- Schilling, E. (1953) Die nervöse und hormonale Beeinflussung funktionellen Geschehens an den inneren Genitalorganen des weiblichen Schafes
Z. Tierzüchtung und Tierzüchtungsbiologie 61, 159 - 198
- Schloeth, R. (1956) Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren
Behaviour 10, 1 - 80
- (1958) Das Scharren bei Rind und Pferd
Z. Säugetierkde. 23, 139 - 148
- (1961) Das Sozialleben des Camarque-Rindes
Z. Tierpsychol. 18, 574 - 627
- Schmaltz, R. (1921) Das Geschlechtsleben der Haus-säugetiere, 3. Aufl., Berlin
(592 S.)
- Schneider, D. (1967) Wie arbeitet der Geruchssinn bei Mensch und Tier?
Naturwiss. Rdschau. 20, 319 - 326
- Schneider, K. M. (1930) Das Flehmen I
Zool. Garten NF 2, 183 - 198
- (1931) Das Flehmen II
Zool. Garten NF 4, 349 - 364
- (1932) Das Flehmen III
Zool. Garten NF 5, 200 - 226
- (1932) Das Flehmen IV
Zool. Garten NF 5, 287 - 297
- (1934) Das Flehmen V
Zool. Garten NF 7, 182 - 201
- (1936) Zur Fortpflanzung und Aufzucht sowie Jugendentwicklung des Schabrackentapirs
Zool. Garten NF 8, 83 - 96
- Schomber, H. W. (1963) Beiträge zur Kenntnis der Giraffengazelle, *Lithocranius walleri* Brooke 1871,
Säugetierkdl. Mitt. 11, 1 - 44
- (1964) Beiträge zur Kenntnis der Lama-Gazelle (*Ammodorcas clakei* Thomas 1891)
Säugetierkdl. Mitt. 12, 65 - 90

- Schultze-Westrum(1965) Innerartliche Verständigung durch
T. Düfte beim Gleitbeutler, *Petraurus
breviceps papuanus* Thomas
(Marsupialia, Phalangeridae)
Z. vergl. Physiol. 50, 151 - 220
- Schwarz, R. (1955) Über die Riechschärfe der Honig-
biene
Z. vergl. Physiol. 37, 180 - 210
- Seitz, A. (1940/41) Paarbildung bei einigen Cichliden
Z. Tierpsychol. 4, 40 - 84
- Seydel, O. (1895) Über die Nasenhöhle und das
Jacobsonsche Organ der Amphibien
Morpholog. Jb. 23, 453 - 543
- Simpson, G. G. (1945) The principles of Classification
and a Classification of mammals
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85,
1 - 350
- Steinberg, H. (1912) Description de l'organe des
Jacobson de Jacobson chez un
foetus du chat
Anat. Anzeiger 42, 466 - 472
- Steinhauf, D. (1959) Beobachtungen am Brunstverhalten
des Steinwildes
Säugetierkd. Mitt. 7, 5 - 9
- Stephan, H. (1965) Der Bulbus olfactorius accessorius
bei Insectivoren und Primaten
Acta anat. 62, 215 - 253
- Stoss, O. (1944) Tierärztliche Geburtskunde und
Gynäkologie
Stuttgart
- Strauss, F. (1964) Weibliche Geschlechtsorgane, in:
KUECKENTHAL-KRUMBACH, Hdb. Zool.
2 (3), 1 - 96
- Tembrock, G. (1954) Rotfuchs und Wolf
Z. Säugetierkde. 19, 152 - 159
- (1964) Vergleichende Verhaltensforschung
bei Säugetieren
Zool. Garten NF 29, 241 - 261
- Thenius, E. (1965) Lebende Fossilien
Kosmos 246, Franckh'sche Verlags-
buchhandlung Stuttgart

- Trumler, E. (1958) Beobachtungen an den Böhm-Zebras des Georg-v.-Opel-Freigeheges für Tierforschung e.V. (Kronberg/Taunus)
I. Das Paarungsverhalten
Säugetierkd. Mitt. 6, Sonderheft, (48 S.)
- (1959) Das "Rossigkeitsgesicht" und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern
Z. Tierpsychol. 16, 478 - 488
- (1960) Zit. nach Zeeb, K. und Kleinschmidt, A. (1963): mündl. Mitteil.
- Walther, F. (1958) Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen
Z. Tierpsychol. 15, 340 - 379
- (1960) Antilopenhafte Verhaltensweisen im Paarungszeremoniell des Okapi
Z. Tierpsychol. 17, 188 - 210
- (1961) Entwicklungszüge im Kampf- und Paarungsverhalten der Horntiere
Jb. d. Georg-v.-Opel-Freigehege e.V. 2, 90 - 115
- (1963) Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag (*Ammodorcas clakei* Thomas 1891)
Zool. Garten NF 27, 233 - 261
- (1964) Einige Beobachtungen an Thomson-Gazellen (*Gazella thomsoni* Günther 1884) im Ngorongoro-Krater
Z. Tierpsychol. 21, 871 - 890
- (1964) Zum Paarungsverhalten der Sömmeringgazelle (*Gazella soemmerringi* Cretschmar 1826)
Zool. Garten NF 29, 145 - 160
- (1965) Verhaltensstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke 1872) im Ngorongoro-Krater
Z. Tierpsychol. 22, 167 - 208
- (1966) Mit Horn und Huf
Vom Verhalten der Horntiere
Verlag Paul Parey, Berlin - Hamburg (171 S.)

- Weber, E. (1961) Grundriß der biologischen Statistik
4. Aufl., VEB Gustav Fischer Verlag, Jena (565 S.)
- Whrigh- (1883) On the Organ of Jacobson in
Ramsey, R. Ophidia
Zool. Anzeiger 6, 389 - 393
- Wilde, W. (1938) The role of Jacobson's Organ in
the feeding reactions of the
common carter snake, *Thamnophis*
sirtalis sirtalis L.
J. exper. Zool. 77, 445 - 465
- Witzigmann (1940) Harnuntersuchungen bei den Haus-
J. säugetieren
M. u. H. Schaper, Hannover
- Zeeb, K. (1958) Paarungsverhalten von Primitiv-
pferden im Freigehege
Säugetierkd. Mitt. 6, 51 - 59
- (1959) Die Unterlegenheitsgebärde des
noch nicht ausgewachsenen Pferdes
(*Equus caballus*)
Z. Tierpsychol. 16, 489 - 496
- und (1963) Beobachtungen zum Paarungsverhalten
Kleinschmidt, A. von Grevy-Zebra in Gefangenschaft
Z. Tierpsychol. 20, 207 - 214
- Ziegler, H. (1936) Die Entwicklung des Jacobson'schen
Organs beim Schäferhund nach der
Geburt
Diss. vet.-med. Berlin
- Zuckerkan- (1908) Das Jacobson'sche Organ
E. Ergebn. Anat. u. Entwickl.-Gesch.
18, 801 - 841
- (1909) Über den Jacobson'schen Knorpel und
die Ossifikation des Pflugschar-
beins
Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad.
Wien 117
- Zwaardemaker (1910) Geruch und Geschmack
H. In Tigerstedt's Hdb. Physiol. Meth.
Bd 3, Abt. 1, 46 - 108

L e b e n s l a u f

Ich, Hanspeter Mühling, wurde am 18. Juli 1939 als Sohn des Bankprokuristen Karl Mühling und seiner Ehefrau Berta in Nürnberg geboren.

1945 trat ich in die Städtische Volksschule in Nürnberg ein. Ab dem Schuljahr 1952/53 besuchte ich die Wirtschafts- oberrealschule der Stadt Nürnberg, wo ich im Juli 1959 die Reifeprüfung ablegte.

Im Oktober 1959 immatrikulierte ich mich als ordentlicher Student der Naturwissenschaften (Biologie - Chemie - Geographie) an der Universität Erlangen-Nürnberg.

Von 1963 bis 1967 war ich Doktorand bei Herrn Professor Dr. W. Neuhaus am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg. Die Arbeit wurde von Herrn Professor Dr. W. Neuhaus nach seinem Weggang als Direktor des Zoologischen Staatsinstituts der Universität Hamburg bis 1969 weiter betreut.

Im Juni 1967 legte ich die Wissenschaftliche Prüfung für das Höhere Lehramt an der Universität Erlangen-Nürnberg ab.

Im November 1968 unterzog ich mich der Diplom-Biologen-Prüfung.

Den Vorbereitungsdienst für das Höhere Lehramt leistete ich am Naturwissenschaftlichen Seminar des Martin-Behaim-Gymnasiums in Nürnberg ab. Dort legte ich im Juni 1969 die Zweite Staatsprüfung ab.

Seit September 1969 bin ich als Studienassessor am Sigena-Gymnasium in Nürnberg tätig.

Offsetdruck-Fotodruck

J. Hogl, 8520 Erlangen Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz) Tel. 22990
